

**Aus dem Institut für Veterinär-Anatomie, -Histologie
und -Embryologie des Fachbereiches Veterinärmedizin
der Freien Universität Berlin
Labor Prof. Dr. K.-D. Budras**

**Schaumzellspermatophagen im
Nebenhoden des Peking-Erpels
(*Anas platyrhynchos* L.)**

**Inaugural-Dissertation
zur**

**Erlangung des Grades eines Doktors der Veterinärmedizin
an der Freien Universität Berlin**

**vorgelegt von
Gerhard Tetzlaff
Tierarzt aus Berlin**

Berlin 1983

Journal Nr. 1150





Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546607_0050

**Aus dem Institut für Veterinär-Anatomie, -Histologie
und -Embryologie des Fachbereiches Veterinärmedizin
der Freien Universität Berlin
Labor Prof. Dr. K.-D. Budras**

**Schaumzellspermatophagen im
Nebenhoden des Peking-Erpels
(*Anas platyrhynchos* L.)**

**Inaugural-Dissertation
zur**

**Erlangung des Grades eines Doktors der Veterinärmedizin
an der Freien Universität Berlin**

**vorgelegt von
Gerhard Tetzlaff
Tierarzt aus Berlin**

Berlin 1983

Journal Nr. 1150

Gedruckt mit Genehmigung
des Fachbereiches Veterinärmedizin
der Freien Universität Berlin

Fachbereichssprecher:	Prof. Dr. F. Hörchner
Referent:	Prof. Dr. K.-D. Budras
Korreferent:	Prof. Dr. D. Rohloff
	Prof. Dr. V. v.Bülow

Tag der Promotion: 21. 10. 1983

Inhaltsverzeichnis

I.	Einleitung und Fragestellung	6
II.	Material und Methode	9
III.	Literaturverzeichnis und historischer Rückblick	14
	Sertolizellen	14
	Epithelien der Nebenhodengänge	15
	Freie Makrophagen	16
IV.	Vorbemerkungen zur Nomenklatur	20
	Hoden- und Nebenhodengangabschnitte	20
	Termini zu heterophagischen Vorgängen	20
	Perioden der Spermatogenese	21
V.	Befunde	22
	1. Schaumzellen und Schaumzellheterophagen in der Winter-Ruhe-Periode des Samenepithels (Ende November)	22
	1.1. Lichtmikroskopische Befunde	22
	1.1.1. Topographie der Schaumzellansammlungen	22
	1.1.2. Histologie der Schaumzellansammlungen	22
	1.1.3. Anzahl der Schaumzellansammlungen	23
	1.1.4. Morphologie der Schaumzellen	23
	1.1.5. Differentialdiagnose zwischen Schaum- zellen und Schaumzellheterophagen	24
	1.1.6. Topographie der Schaumzellen außer- halb der Schaumzellansammlungen	24
	1.1.7. Anzahl der Schaumzellen außerhalb der Schaumzellansammlungen	24
	1.2. Elektronenmikroskopische Befunde	25
	1.2.1. Kapillaren der Schaumzellansammlungen	25
	1.2.2. Auswandernde Kapillarwandzellen	26
	1.2.3. Ausgewanderte Transformationszelle	26
	1.2.4. Übergangsformen	27
	1.2.5. Fetttropfenarme Schaumzellen	27
	1.2.6. Morphologie der Schaumzellen unter Berücksichtigung zunehmender Fetttropfen- einlagerung	27

Fettropfenarme Schaumzellen	28
Fettropfenreiche Schaumzellen	28
Fettropfenüberladene Schaumzellen	29
1.2.7. Das Deckepithel der Schaumzell- ansammlungen	30
1.2.8. Freisetzung der Schaumzellen aus den Schaumzellansammlungen in das Retelumen	31
1.2.9. Schaumzellheterophagen im Retelumen	31
 2. Schaumzellen und Schaumzellspermatophagen in der Multiplikationsperiode des Samenepithels (Februar)	 32
2.1. Lichtmikroskopische Befunde	32
2.1.1. Die Häufigkeit und die Verteilung der Schaumzellansammlungen	32
2.1.2. Schaumzellen in den Schaumzellansamm- lungen	32
2.1.3. Schaumzellheterophagen in den samen- ableitenden Gängen	32
2.2. Elektronenmikroskopische Befunde	32
2.2.1. Kapillaren der Schaumzellansammlungen	32
2.2.2. Auswandernde sog. dunkle Wandzellen	33
2.2.3. Das Deckepithel der Schaumzell- ansammlungen	37
2.2.4. Schaumzellen in den Schaumzell- ansammlungen	37
2.2.5. Schaumzellheterophagen in den Neben- hodenganglumina	38
2.2.6. Schaumzellspermatophagen	38
2.2.6.1. Morphologie	38
2.2.6.2. Spermatophagie	39
2.2.6.2.1. Die Inkorporation der Spermien	40
2.2.6.2.2. Die Aufnahme mehrerer Spermien	41
2.2.6.2.3. Organellen des Spermatozoenabbaus	41

2.2.6.2.4. Abbau der Spermatozoen	41
2.2.6.2.5. Restkörper der Spermatophagie	44
2.2.7. Schaumzellmakrophagen	45
2.2.7.1. Phagozytose durch Schaumzell- makrophagen	46
2.2.8. Topographie und Häufigkeit der Schaumzellheterophagen	46
3. Schaumzellheterophagen in der Periode der vollständig ablaufenden Spermatogenese: Juni	47
3.1. Lichtmikroskopische Befunde	47
3.1.1. Schaumzellansammlungen; Schaumzellen und Schaumzellheterophagen	47
3.1.2. Anzahl der Schaumzellen und Schaumzell- heterophagen	47
3.2. Elektronenmikroskopische Befunde	48
3.2.1. Schaumzellen	48
3.2.2. Schaumzellheterophagen	48
3.2.3. Anzahl der Schaumzellen und Schaumzellheterophagen	48
VI. Diskussion	49
Vorbereitungsperiode des Schaumzell- heterophagensystems	51
Aktivitätsperiode	56
Ruheperiode	71
VII. Zusammenfassung	73
Summary	75
VIII. Abbildungen	78
IX. Literatur	116

I. Einleitung und Fragestellung

Spermatophagie bedeutet die Phagozytose von Spermatozoen oder von Bruchstücken von Spermatozoen durch körpereigene Zellen (HOLSTEIN 1978). Spermatophagie ist überall dort möglich, wo Spermatozoen anzutreffen sind. Sie wird im weiblichen Genitaltrakt nach der Insemination ebenso wie in den samenableitenden Gängen des männlichen Geschlechtsapparats gefunden (Literaturübersicht bei HOLSTEIN 1978).

Das Interesse der Untersucher richtete sich früh auf Fragestellungen, die den Verbleib nicht ejakulierter Spermatozoen zum Inhalt hatten. So führte COOPER 1823 die erste Vasectomie an Hunden durch und stellte bei einer Nachuntersuchung sechs Jahre später fest, daß die Spermatogenese durch eine Vasektomie nicht verhindert wird (JHAVER und OHRI 1960). Schon im physiologischen Geschehen ist die Spermienproduktion der Tubuli seminiferi contorti kontinuierlich Spermien bildender Säuger höher als Spermien mit experimenteller, möglichst vollständiger Ejakulation gewonnen werden könnten (Literaturübersicht bei FOOTE 1962).

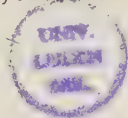
Im Falle saisonal reproduktiver Arten entsteht für den Organismus die Notwendigkeit, untergehende Keimzellen und unreife Spermien beseitigen zu müssen (BREUCKER 1978 und 1982). Eine Lösung der Problematik überflüssiger Spermatozoen findet HOLSTEIN (1969 und 1978), indem er elektronenmikroskopisch freie Makrophagen und Spermatophagen in den samenableitenden Gängen des männlichen Geschlechtsapparats unter experimentellen, physiologischen und pathologischen Bedingungen nachweist. Darüber hinaus entscheidet er die Diskussion um die Existenz freier Makrophagen in Hoden und Nebenhoden damit positiv. Beim Menschen wird die Spermatophagie häufiger bei älteren Männern oder im Falle bestimmter Oligozoospermien gesehen (HOLSTEIN 1978).

Sie tritt sowohl bei Gesunden als auch bei andrologisch Erkrankten ohne korrelierbare Häufung auf und ist nur im Falle vasktomierter Männer deutlich vermehrt (Literaturübersicht bei HOLSTEIN 1978). Bei saisonal reproduktiven Arten treten Makrophagen und Spermatophagen am Ende der spermatogenetischen Saison gehäuft auf (BREUCKER 1982, beim Höckerschwan; HOLSTEIN 1978, bei Makaken).

Spermatophagen sind somit bei permanent spermatogenetischen Arten ein individueller seltener Befund. Bei den saisonalen Brütern wandern dagegen regelmäßig Makrophagen mit der Regression des Samenepithels in die Tubuli seminiferi contorti ein, wie BREUCKER (1982) am Beispiel des Höckerschwans zeigt und für andere saisonale Brüter vermutet.

Die biologische Bedeutung der Spermatophagie im männlichen Geschlechtsapparat ist vermutlich bei den permanent spermatogenetischen Spezies, zu denen auch der Mensch zählt, eine andere als bei den saisonal spermatogenetischen Arten, zu denen etliche Säugerarten, aber auch bestimmte Vögel gerechnet werden. Bei letzteren stellt der Untergang von Keimzellen und deren Beseitigung durch Makrophagen einen physiologischen Vorgang dar, der sich einer exakten Untersuchung an anderen, sich saisonal fortpflanzenden Arten bisher entzogen hat (BREUCKER 1982).

Als Besonderheit kommen im Nebenhoden des Pekingerpels freie Zellen mit stark vakuolärem Cytoplasma vor, die von BARROS und POHLENZ (1970) als Schaumzellen beschrieben und aufgrund des färberischen Verhaltens für modifizierte Sertolizellen gehalten wurden. Es stellte sich mir die Frage, ob diese Zellen Spermatozoen phagozytieren, da sie in engem Kontakt mit Spermatozoen in den Nebenhodengängen stehen. Das Auftreten Spermatozoen oder Keimzelldetritus phagozytierender Schaumzellen, als Schaumzell-spermatophagen und Schaumzellmakrophagen bezeichnet (TETZLAFF et al. 1982), warf die Frage nach dem saisonalen Verhalten dieser Zellen im Verlauf des Spermatogenesecycclus des saisonalen Brüters Pekingerpel auf.



Der Lipidtropfengehalt dieser Zellen stellt einen natürlichen Marker dar, der eine Untersuchung der bisher ungeklärten Fragen nach Herkunft und Verbleib der Schaumzellheterophagen erleichtert. Diese tierartliche Besonderheit macht den Pekingerpel für diese Untersuchung, die als weitere Schwerpunkte die Mechanismen der Spermieninkorporation und -desintegration beinhaltet, sehr geeignet.

Bei Truthähnen, deren Ejakulat Makrophagen enthielt, wurde eine erheblich verminderte Fertilität gefunden (MARQUEZ und OGASAWARA 75). Diese praktische Bedeutung und die weite Verbreitung der Pekingentenhaltung (BARROS und POHLENZ 70) rechtfertigen die Untersuchung der Schaumzellspermatophagen im Nebenhoden des Pekingerpels. Darüber hinaus sind allgemeine erkenntnistheoretische Aussagen für die vergleichende Wirbeltierkunde zu erwarten.

II. Material und Methode

Die vorliegende Untersuchung wurde an 14 adulten Pekingerpeln durchgeführt. Die Tiere wurden entweder als Eintagskücken (25 Tiere) oder als geschlechtsreife Erpel von der Firma Fröse Tierhandel, Berlin-Wittenau bezogen. Sie entstammen einer kleinbäuerlichen Freiland-Vermehrungszucht.

Die Eintagskücken wurden ab März 1980 in den Ställen der veterinärmedizinischen Vorklinik in halboffenen, nicht klimatisierten Räumen im Anfangsverhältnis von 16 ♀ zu 9 ♂ gehalten. Mit einigen Pekingenten wurde eine kleine Vermehrungszucht eingerichtet, der nach und nach vier adulte Erpel für diese Untersuchung entnommen wurden. Die Tiere wurden den Temperaturen der entsprechenden Jahreszeit ausgesetzt, wobei durch die Stellung der Stallfenster für Frostfreiheit gesorgt wurde. Die Beleuchtungsverhältnisse entsprachen den jahreszeitlichen Verhältnissen. Künstliche Lichtzyklen wurden nicht angewandt. Nur den Kücken stand für etwa zwei Monate eine künstliche Wärmequelle zur Verfügung (Infrarotstrahler). Es wurde pelletiertes Entenküken- resp. Entenalleinfutter gegeben.

Für Vorversuche wurden zwei Erpel benötigt. Sieben Tiere wurden im Jan. 81 rechtsseitig vasoli-giert, davon verendeten zwei Erpel aufgrund von Blutungen. Die verbleibenden fünf Tiere wurden nach 1, 6, 7, 8 und 9 Wochen im Jan. 81 (1), im Feb. 81 (1) und im März 81 (3) für die Untersuchung verwertet.

Neun Erpel wurden ohne vorhergehende experimentelle Eingriffe zu folgenden Jahreszeiten untersucht: Dez. 80 (1), Jan. 81 (1), Feb. 82 (1), Juni 82 (1), Okt. 82 (2), Nov. 82 (2) und Jan. 83 (1).

Vor der Vasoligatur wurden die Erpel am Morgen des Eingriffstages nicht gefüttert. Nach der i.m. Applikation von 40 bis 50 mg/kg KGW 1% Hypnodil (Janssen), jedoch nicht mehr als 150 mg bei über 3 kg schweren Erpeln, wurden die Federn der Bauchregion ausgerupft und die Haut mit 70 % Alkohol desinfiziert. Für die Eröffnung der Rumpfhöhle wurde die von BERENS VON RAUTENFELD et al. (1979) beim Täufer beschriebene Methode angewandt. Danach wird die Rumpfhöhle durch einen Transversalschnitt etwa zwei cm kaudal des Proc. caud. medianus sterni durch Haut und Bauchmuskulatur eröffnet, wobei dieser Schnitt etwa drei bis vier cm beiderseits über die Mediane hinweggeführt wird. An den lateralen Schnittenden ist je eine Arterie der Bauchmuskulatur zu unterbinden. Das Cavum hepaticum wurde mit der Schere vorsichtig eröffnet, um eine Verletzung der Leber zu vermeiden. Das Cavum sacculointestinale wurde unter Durchtrennung der Septa bilateralia ventr. geöffnet. Für die Verlagerung der Darmschlingen auf die linke Seite benutzte ich zwei Metallspatel. Dabei ist es nach meinen Erfahrungen nicht zu vermeiden, daß der rechte Bauchluftsack zerstört wird. Um die Atmung der Erpel nicht zu sehr zu beeinträchtigen, führte ich die Vasoligatur nur rechtsseitig durch. Der an der dorsalen Rumpfwand maeanderförmig verlaufende weiße Ductus deferens wurde abweichend von BERENS VON RAUTENFELD et al. (1979) nicht durchtrennt. Mit der Ligaclip-Zange (Ethicon) wurde ein Clip mittlerer Größe auf dem Samenleiter angebracht. Eine sichere Verlegung des Ductus deferens ist mit dieser Methode allein nicht immer gegeben. Den Verschluß des unmittelbar benachbarten Harnleiters überleben die Vögel, sofern er nur einseitig erfolgt (BERENS VON RAUTENFELD et al. 1979). In zwei Fällen wurde jedoch die V. pudenda int. bei der Klammerung perforiert, dies hatte den schnellen Tod der Tiere zur Folge. Im Anschluß an die Vasoligatur wurden die Bauchmuskulatur und die direkt anliegenden peritonäalen Häute mit Catgut der Stärke 3-0, die Haut mit

Seide (metric 3) fortlaufend vernäht und mit einem Sprühverband zusätzlich versorgt. Für den weiteren Tag wurden die operierten Tiere von den übrigen Enten getrennt auf trockener Einstreu aufgestellt, um Infektionen der Operationswunde zu vermeiden.

Zur Entnahme des Untersuchungsmaterials erfolgten die Narkose und die Eröffnung der Rumpfhöhle wie oben beschrieben. Unter Verzicht auf sterile Kautelen wurden jedoch der Transversalschnitt beiderseits sehr viel weiter geführt und die letzten Rippen mittels einer Zange in Verlängerung der Schnitte durchtrennt. So war es möglich, das Sternum unter Zerstörung der Septen anzuheben und die Rumpfhöhle zu überblicken. Blutungen wurden sofort gestillt, um die Übersicht über die Rumpfhöhle zu bewahren. Eine Perfusionsfixation mit 0,1 mol cacodylatgepuffertes - pH 7,2 - 4 % Glutaraldehydlösung mittels eines 20-minütigen Dauertropfes mit etwa 1,5 m Wassersäule Druck über die linke Herzkammer erbrachte nicht die gewünschte Durchspülung der Gonaden, kenntlich an deren Aufhellung. Hoden und Nebenhoden wurden deshalb bei allen nachfolgenden Tieren sofort zusammen entnommen, indem das Mesorchium mit einem Scherenschnitt von der dorsalen Bauchwand getrennt wurde. Die nun aus A. und V. testicularis einsetzende Blutung führte sofort in der Narkose zum Tod der Pekingerpel. Sogleich wurden unter Fixationsflüssigkeit (eiskalte 0,1 mol cacodylatgepufferte - pH 7,2 - 4 % Glutaraldehydlösung) aus dem kranialen, mittleren und kaudalen Bereich der Hoden-Nebenhodengrenze sowie aus dem Nebenhodenhilus etwa 2 mm dicke Transversalsegmente herausgeschnitten und bis zur weiteren Zerteilung kurzfristig in genannter Immersionsfixation belassen. Das Material wurde nach rechter und linker Gonade getrennt aufbereitet. Aus den Transversalsegmenten wurden die Blöckchen für die orientierte elektronenmikroskopische Einbettung so entnommen, daß die Hoden-Nebenhodengrenze, die intrakapsuläre Retelängszisterne und weitere Reteabschnitte zur später

anzuschneidenden Stirnfläche der Blöckchen hin ausgerichtet wurden. Eine besonders schonende Behandlung des Materials war essentiell, um den solartigen Inhalt der Nebenhodengänge in den makroskopischen sichtbaren Gängen möglichst weitgehend in situ zu erhalten. Unter dem Flüssigkeitsspiegel der Fixationsflüssigkeit wurden die Blöckchen mit jeweils neuer Rasierklinge ohne jede Druckanwendung unter Vermeidung lokaler Spitzenkräfte (Scherkräfte) mit durchgezogener einfacher Schnittbewegung ohne sägeartigen Richtungswechsel zugeschnitten. Der dabei von der Pinzette erfaßte Teil und anderweitig gequetschtes Material, kenntlich an milchig-weiß ausquellendem Ganginhalt, wurde verworfen. Die Blöckchen von etwa 1 x 1 x 3 mm Kantenlänge und teilweise pyramidenähnlichem Zuschnitt wurden für mehrere Stunden im Kühlschrank in genannter Immersionsfixationsflüssigkeit weiter fixiert. Daran schloß sich eine Nachfixation in 1% OsO_4 bei 4°C für zwei Stunden an. Nach Spülungen in Cacodylatpuffer (pH 7,2) und in Maleatpuffer (pH 5,2) erfolgte die Blockkontrastierung in 5 % maleatgepuffertem Uranylacetat bei 4°C für ebenfalls zwei Stunden. Auf Spülungen in Maleatpuffer (pH 5,2) und Cacodylatpuffer (pH 7,2) folgte die Dehydrierung in der aufsteigenden Alkoholreihe (von 30 Vol % bis zu sog. abs. Alkohol). Nach der Passage durch das Intermedium Propylenoxyd und einer Propylenoxyd/Epon 812-1/1-Mischung erfolgte die Einbettung in Epon 812 (Serva) nach LUFT (1961, Epon C), wobei auf Orientierung und Schonung der Blöckchen Wert gelegt wurde.

Semidünnschnitte von etwa 1 μ Dicke wurden mit Toluidinblau gefärbt und lichtmikroskopisch untersucht. Von geeigneten Präparaten wurden Ultradünnschnitte gold- und silberfarbiger Interferenz auf Reichert OmU 2 und 3 geschnitten. Auf unbefilmte Trägernetze überführte Schnitte wurden mit Bleicitrat schnittkontrastiert (VENABLE und COGGESHALL 1965), wobei Präzipitationen unter Schutzgasbedingungen (N_2) erheblich vermindert werden konnten. Die elektronenmikroskopischen Aufnahmen wurden mit einem Elmiskop Ia hergestellt.

Ein räumliches Anschauungsmodell soll als Ergänzung der elektronenmikroskopischen Fotos und der Federzeichnung die Anordnung eines Spermatozoen nach erfolgter Inkorporation im Spermatophagen verdeutlichen. Dazu wurden unter Beachtung der Ergebnisse der elektronenmikroskopischen Untersuchung Spermatozoon und Spermatophage in richtigem Größenverhältnis etwa 5000 x vergrößert aus schwarzem resp. weißem Ton grob nachgeformt. Das Spermienmodell wurde etwa 3 - 5 mm dick und etwa 50 cm lang, die Spermatophagennachbildung ein Ellipsoid mit Durchmessern von 10 bis 15 cm. Gemäß den Befunden über den Vorgang der Inkorporation wurde der Kopf des Spermienmodells in eine Invagination des Phagenmodells eingebracht und die sich daran anschließenden Bauabschnitte des Spermienmodells in eine das Phagenmodell umlaufende Rinne einmodelliert und die lippenartigen Seitenwände über der Spermiennachbildung fortlaufend geschlossen. Dieser Vorgang wurde so lange weitergeführt, bis nahezu das ganze Spermienmodell in das Phagenmodell eingearbeitet war. Das war nach etwa zweieinhalb Rotationen des Phagenellipsoids resp. nach ebensovielen Windungen der Spermiennachbildung entlang des größten Umfangs um eine Querachse des Ellipsoids geschehen. Das Modell wurde quer zur Längsachse mittels eines Drahtes in zwölf etwa zentimeterdicke Transversalsegmente zerschnitten. Sechs Segmente wurden ausgewählt, nummeriert, gebrannt und plangeschliffen. Die Anordnung der schwarzen Anschnitte des Spermatophagenmodells wurden wiederum mit elektronenmikroskopischen Aufnahmen verglichen und anhand des Verteilungsmusters und der Zahl der Anschnitte Rückschlüsse auf die Zahl der aufgenommenen Spermatozoen in Schaumzellspermatophagen gezogen. Die Abbildungen 19 und 20 zeigen einzelne Phasen der Inkorporation und ihr Resultat in Querschnitten.

III. Literatur und historischer Rückblick

Zwei verschiedene Zellsysteme sind, tierartlich unterschiedlich, in der Lage, Spermatozoen zu phagozytieren: Einerseits sind dies ortsständige Zellen, wie Sertolizellen, Rete testis-Epithelien und die Epithelien des Nebenhodengangsystems.

Andererseits existieren freie bewegliche Zellen in den Lumina der Hoden- und Nebenhodengänge, wie die sogenannten Spermatophagen (HOLSTEIN 1978).

Bei Sertolizellen vermuteten Untersucher schon früh Phagozytosefähigkeiten. MAXIMOW (1899) glaubte, daß diese Zellen bei verletzten Hoden untergehende Keimzellen aktiv aufnehmen. Diese Annahme unterstützten eine Reihe von Experimentatoren durch Läsionsversuche (Literaturübersicht bei CLEGG und MACMILLAN 1965). Sertolizellen phagozytieren die Residualkörper der Spermioghistogenese (ROLSHOVEN 1947 und ROOSEN-RUNGE 1955). Phagozytose durch Sertolizellen dokumentieren auch FAWCETT und BURGOS (1956) und BAWA (1963). An Sertolizellen in Rattenhoden haben CLEGG und MACMILLAN (1965) die Aufnahme von Trypanblau und Tuschepartikeln nachgewiesen. Elektronenoptisch zeigten CARR et al. (1968) die Phagozytose von Markern durch Sertolizellen. Ligaturen der Ductuli efferentes veränderten das Ergebnis nicht. Die Beseitigung degenerierender und überflüssiger Keimzellen durch phagozytierende Sertolizellen wiesen mit licht-, aber auch elektronenoptischen Mitteln MILLER (1948), BLACK (1971), SCHULZE (1974) und MARCHANT und GOMOT (1976) nach. Desintegrierende Spermatozoen in Sertolizellen der Terminalregion des Affenhodens fand DYM (1974). Sertolizellen haben die Fähigkeit, Spermatiden und Spermatozoen zu phagozytieren (HOLSTEIN 1978). Beim Menschen tritt die Spermatophagie durch Sertolizellen, soweit bekannt, nur unter pathologischen Bedingungen auf (Literaturübersicht bei HOLSTEIN 1978). Eine Ablösung von Sertolizellen aus dem Samenepithel wird bei

Menschen und Affen nicht gesehen (HOLSTEIN 1978). Beim Hökerschwan entwickeln die Sertolizellen in der Involutionsphase des Samenepithels eine enorm gesteigerte Phagozytoseaktivität (BREUCKER 1982). Die Möglichkeit der Ablösung von Sertolizellen aus dem Samenepithel, um als freie Makrophagen zu phagozytieren, wird diskutiert (BREUCKER 1978 und 1982). Die Spermatophagie durch Epithelien der Nebenhodengänge, hier des Ductus epididymidis-Epithels des Menschen, konnte schon WEGELIN (1921) zeigen. Die Aufnahme von Farbstoffen durch die Epithelien des Nebenhodens untersuchten CLUBB (1951), GRANT (1958), MASON und SHAVER (1952) und SHAVER (1954) an Hamstern, Ratten und Meerschweinchen. Sie konnten eine Farbstoffaufnahme durch das Epithel der Ductuli efferentes und verschiedener Abschnitte des Ductus epididymidis zeigen (Literaturübersicht bei ROUSSEL et al. 1967). Über die Spermatophagie durch Nebenhodenepithelien als nicht experimentell beeinflusstes Faktum berichtet NICANDER (1963). Im Falle eines Bullen mit wahrscheinlich subnormaler Hodenfunktion waren im Cytoplasma einiger zilienloser Epithelzellen der Ductuli efferentes Spermienköpfe und -schwänze in unterschiedlichen Stadien der Desintegration nicht ungewöhnlich (CRABO et al. 1971). BURGOS und CAVICCHIA (1975) konnten die Spermatophagie durch Rete testis-Epithelien an Affen, und DYM (1976) konnte sie an den gleichen Epithelien der Katze zeigen. Von zwei verschiedenen Epithelzelltypen des Rete testis des Menschen (BUSTOS-OBREGON und HOLSTEIN 1976) phagozytieren nur die prismatischen Zellen (HOLSTEIN 1978, dort auch hist. Überblick). In den Ductuli efferentes der Ratte sind es Hauptzellen (principal cells), die verstärkt Material aus dem Lumen aufnehmen (ENGLISH 1979). WEGELIN (1921) bestätigend, wird Spermatophagie durch Rete testis-Epithelzellen selten bei Männern unter 50 Jahren, aber häufig bei über 70-jährigen Greisen gesehen (HOLSTEIN 1978). Bei Affen (*Macaca fascicularis*) hat am Ende der Spermatogenesesaison nahezu jede Retezelle Spermatozoen aufgenommen (HOLSTEIN 1978).

Phagozytierte Spermatozoen fanden in den Epithelien der Tubuli recti und des Rete testis beim Bullen SINOWATZ et al. (1978).

Experimentell läßt sich die Phagozytose-tätigkeit deutlich steigern. HOLSTEIN (1965) und PAUFLER und FOOTE (1969) sahen nach Orchidektomie oder Ductus epididymidis-Ligaturen vermehrte Spermatozoenresorption durch Nebenhodenepithelien des Kaninchens. Im Falle vasektomierter Ratten sahen FLICKINGER (1972) und ALEXANDER und TUNG (1977) phagozytierende Epithelzellen der Ductuli efferentes. In den nicht-zilien-tragenden Ductulus efferentes-Epithelien konnte nach chemischer und mechanischer Obstruktion des Ductus epididymidis Spermatophagie gesehen werden (HOFFER und HAMILTON 1974 und HOFFER et al. 1975).

Dagegen fanden GALLE und FRIEND (1977) in einer rasterelektronenmikroskopischen Untersuchung des Spermatozoenzerfalls beim Meerschweinchen keine Spuren spermienspezifischer Membranen in den Nebenhodengangepithelien. MURAKAMI et al. (1978) bemerkten beim japanischen Affen mit dem Rasterelektronenmikroskop keine Anzeichen für eine Spermatophagie durch das Epithel der Vesicula seminalis. FLICKINGER (1982) registrierte nach Vasektomie bei Hamstern eine Akkumulation von Lysosomen in den zilientragenden Zellen der Ductuli efferentes, jedoch keine Spermienteile.

Bei Hähnen sahen TINGARI und LAKE (1971) Spermatophagie durch Rete testis-Epithelien. Eine Aufnahme von Spermatozoen in Rete-Epithelzellen und in Epithelien der Ductuli efferentes fanden bei unbehandelten Kontrolltieren und vermehrt bei Hähnen mit Vasoligaturen TINGARI und LAKE (1972). Auch SAUER (1974) erwähnt die Spermatophagie durch Epithelzellen der Ductuli efferentes proximales.

Die Existenz freier Makrophagen in den samenableitenden Gängen der männlichen Geschlechtsorgane wurde lange Zeit kontrovers diskutiert (HOLSTEIN 1978), weil lichtmikroskopische Untersuchungen früherer Autoren nicht eindeutig das

Vorkommen dieser Zellen klären konnten (HOLSTEIN 1969). Im Zuge von Untersuchungen zur Regenerationsfähigkeit verletzten Hodengewebes fand MAXIMOW (1899) als erster Spermatozoen phagozytierende Zellen in den samenableitenden Gängen. Seiner Ansicht nach handelte es sich um abgelöste Sertolizellen. Zu dieser Aussage kam auch LEHNER (1924), der in manchen Kanälchenabschnitten sichtbare Zusammenballungen von Spermatozoen als von einer großen Zelle phagozytiert deutete, wie auch schon WEGELIN (1921) vor ihm.

LEHNER (1924) betrachtete die lumenständigen Makrophagen als Histiozyten, die in die Tubuli seminiferi eingedrungen waren. Eine Umwandlung abgelöster Ductuli efferentes-Epithelien zu Makrophagen diskutierte WEGELIN (1921). STIEVE (1925) vertrat die Ansicht, daß es sich bei der von WEGELIN (1921) gefundenen Spermatophagie um Spermienagglutinationen gehandelt habe. STIEVE (1930) rechnete lymphozytenähnliche Zellen im Nebenhodengangepithel den Histiozyten zu. Meist als Reaktion auf Extravasation und Granulombildung wird das Auftreten von Spermatophagen von CRONQUIST (1949), FRIEDMANN und GARSKE (1949) und von GLASSY und MOSTOFI (1956) beschrieben. (Der historische Rückblick wurde in Anlehnung an TIJOE und STEINBERGER (1967), an HOLSTEIN (1969 und 1978) und an AIRE und MALMQUIST (1979) verfaßt.)

NICANDER (1958) berichtet von aktiven Makrophagen im Epithel des Nebenhodens von Hengst, Schafbock und Bulle. PHADKE und PHADKE (1961) berichten von freien Spermatophagen in Fällen obstruktiver Azoospermie und ausgewählten Fällen von Oligozoospermie beim Menschen (auch PHADKE 1963). PHADKE (1976) unterscheidet in einer Ausstrichsuntersuchung mononukleäre und multinukleäre Mikro- und Makrophagen. In sechs von dreitausend Biopsien weist er in den Tubuli seminiferi contorti Spermatophagen nach. Daß Spermatophagen nicht nur unter pathologischen, sondern auch unter physiologischen Bedingungen beim Bullen funktionell bedeutsam sind, vertreten ROUSSEL et al. (1967).

Eingehende Beschreibungen der Feinstruktur der Spermatophagen im Nebenhoden des Menschen finden sich bei HOLSTEIN (1967 und 1969). Makrophagen und Spermatophagen im Lumen der samenableitenden Wege beschreiben auch ALEXANDER (1972; beim Affen), HOFFER et al. (1975; Ratte) und BEDFORD (1976; Kaninchen, Rhesusaffe, Hamster und Ratte), jeweils an vasktomierten Tieren. Im Ductus epididymidis vasktomierter japanischer Affen zeigten MURAKAMI et al. (1977) rasterelektromikroskopisch Spermatophagen, die sie auch in der Vesicula seminalis zeigen konnten (MURAKAMI et al. 1978). An Kunstharzgefrierbrüchen wiesen dieselben Autoren Spermatozoenteile im Inneren dieser Spermatophagen nach. HOLSTEIN (1978) beschreibt verschiedene Makrophagentypen in den Tubuli seminiferi contorti, die recht selten bei gesunden Männern vorkommen und sowohl reife als auch unreife Spermatiden und Spermatozoen aufgenommen haben.

Für die Genese der Makrophagen aus Blutmonozyten spricht sich HOLSTEIN (1978) in Anlehnung an das "mononuclear phagocyte concept" von VAN FURTH et al. (1972 und 1975) aus, auch wenn die Makrophagen des Geschlechtsapparates in Monographien über Makrophagen kaum erwähnt werden. Große Makrophagen aus dem Lumen der Ductuli efferentes zeigt FLICKINGER (1982) und stellt ihnen Phagozyten aus den Gängen des Nebenhodenkopfes gegenüber. Letztere gleichen polymorphkernigen Granulozyten (sog. Neutrophilen).

BREUCKER (1978) unterscheidet beim Höckerschwan Makrophagen in den Tubuli seminiferi contorti, die bevorzugt abgelöste Spermatozyten I. phagozytieren, von Spermioophagen im Nebenhoden, die Spermatozoen inkorporieren, nimmt aber gemeinsame Vorstufen an. Da die Makrophagen in den Tubuli seminiferi contorti sehr den freien Makrophagen der verschiedensten anderen Gewebe (soweit von Säugetieren bekannt) gleichen, unterstützt sie ebenfalls das 'mononuclear phagocyte concept' von VAN FURTH et al. (1975). (Literaturübersicht bei BREUCKER 1982).

Der Verbleib der Spermatophagen ist nicht vollständig geklärt (AIRE und MALMQUIST 1979; Hahn). TINGARI und LAKE (1972; Hahn) vermuten eine Desintegration der Spermatophagen in situ, der BREUCKER (1982, Höckerschwan) widerspricht.

BREUCKER (1982) sieht wandernde Makrophagen im Keimepithel von und zum peritubulären Bindegewebe ziehen.

In das subepitheliale Bindegewebe des Rete testis auswandernde Spermatophagen beobachtet HOLSTEIN (1978) bei Mensch und Affe. Darüberhinaus verlassen Makrophagen den Nebenhoden auf natürlichem Wege mit dem Ejakulat (HOLSTEIN 1969).

Im Ejakulat von Truthähnen finden MARQUEZ und OGASAWARA (1975) Makrophagen, deren Existenz mit einer drastisch verminderten Befruchtungsfähigkeit einhergeht. PHADKE (1976) weist Spermatophagen im Ejakulat von Männern nach. Im Ductus epididymidis zeigt HOLSTEIN (1978) mehrkernige Riesenzellen, die große Mengen phagozytierter Spermienbruchstücke enthalten.

IV. Vorbemerkungen zur Nomenklatur

1. Die Hoden- und Nebenhodengangsabschnitte des Pekingerpels werden von mir in Anlehnung an die von BUDRAS und SAUER (1975) für den Haushahn und an die von BUDRAS und MEIER (1981) für die Laufvögel begründete Nomenklatur unterteilt und benannt.

Der Fluß des Seminalplasmas nimmt seinen Ausgang in den Tubuli seminiferi contorti, gelangt durch das Terminale Endstück in das intratestikuläre Rete testis, das aus mehr als zwei Dutzend intratestikulären Retequerkanälchen, auch Tubuli recti genannt, besteht. Durch die anschließende intrakapsuläre Retelängszisterne fließt der Samenstrom von der Hoden- auf die Nebenhodenseite der Hodenkapsel, womit er vom intratestikulären in das extratestikuläre Rete testis übertritt.

Alle Abschnitte des Rete testis werden von einem einschichtigen kubischen Epithel ausgekleidet. Das Seminalplasma gelangt dann in die Ductuli efferentes proximales, die mit einem kinozilien- und mikrovillitragenden einschichtigen hochprismatischen Epithel versehen sind und embryonal aus den Bowmanschen Kapseln der Urniere hervorgehen. Die daran anschließenden Ductuli efferentes distales gehen dagegen aus dem Urnierenquerkanälchen hervor. Je zwei dieser Gänge vereinigen sich zu einem Ductulus conjugens, der seinerseits Anschluß an den Ductus epididymidis gewinnt. Während die Ductuli efferentes distales kinozilientragendes Epithel besitzen, sind die Ductuli conjugentes und der Ductus epididymidis bei den untersuchten Vögeln mit einem einschichtigen mikrovillitragenden Epithel ausgekleidet.

2. Die heterophagischen Vorgänge im Nebenhoden des Pekingerpels werden mit den Termini Spermatophagie, Spermatophage und Makrophage in Anlehnung an HOLSTEIN (1978) beschrieben.

Die Begriffe Schaumzelle und Schaumzellansammlung werden in Anlehnung an BARROS und POHLENZ (1970) gebraucht.

Die schaumige Struktur der Schaumzellen wird durch Fetttropfen verursacht, die in den Schaumzellheterophagen ebenfalls in großer Zahl vorhanden sind, so daß sich diese Zellen lichtmikroskopisch sehr ähneln. Die Fetttropfen dienen als Marker für die Schaumzellen. Nur mit dem Elektronenmikroskop ist eine Differenzierung der Schaumzellheterophagen von den Schaumzellen sicher möglich. Der Begriff Schaumzellheterophage wurde gewählt, um eine Sammelbezeichnung für die von den Schaumzellen abstammenden und diesen sehr ähnlichen, aber zusätzlich phagozytierenden Zellen zu haben. Schaumzellheterophagen lassen sich elektronenmikroskopisch in Schaumzellmakrophagen und Schaumzellspermato-phagen differenzieren. Schaumzellmakrophagen haben Vorstufen der Spermatozoen und Bruchstücke anderer Zellen phagozytiert und abgebaut, Schaumzellspermato-phagen enthalten die Reste von Spermatozoen in ihren Phagolysosomen.

3. Die Perioden der Spermatogenese beim Pekingerpel benenne ich nach BREUCKER (1982). Sie erkannte für den saisonalen Brüter Höckerschwan eine Multiplikationsperiode des Samenepithels als Vorbereitung auf die Periode der vollständig ablaufenden Spermatogenese, der die Regressionsperiode des Samenepithels folgt, an die sich die Ruheperiode des Samenepithels anschließt.

Bei prinzipieller Übereinstimmung der Spermatogeneseperioden unterliegt der zeitliche Ablauf der einzelnen Perioden beim Pekingerpel individuellen, möglicherweise haltungsbedingten Schwankungen. Die Perioden werden von meinem Untersuchungsmaterial nur stichpunktartig abgedeckt, deshalb mache ich keine Angaben zur Länge der Perioden. Für das Epithel der Tubuli seminiferi contorti verwende ich die Bezeichnung Samenepithel, da der Ausdruck Keimepithel das die Urgeschlechtszellen enthaltende modifizierte embryonale Peritonealepithel bezeichnet.

V. Befunde

1. Schaumzellen und Schaumzellansammlungen in der Winter-Ruhe-Periode des Samenepithels: Ende November

1.1. Lichtmikroskopische Befunde

1.1.1. Umschriebene Ansammlungen von Schaumzellen liegen im Bindegewebe der Hodenkapsel resp. der intrakapsulären Rete-längszisterne zwischen Hoden und Nebenhoden (Abb. 1a bis 1c). Diese Schaumzellansammlungen werden von einem modifizierten flachen Deckepithel, das sich in das isoprismatische Rete-epithel fortsetzt, gegen das Lumen des Rete testis abgegrenzt. Im Anschnitt sind diese Schaumzellansammlungen zwischen 50 μ und einem Millimeter groß, letztere enthalten Hunderte von Schaumzellen, die sich in das Lumen des Rete testis vorwölben und das hier modifizierte flache Reteepithel als ihr Deckepithel vor sich herschieben. Das Lumen der betreffenden Reteabschnitte ist häufig spaltförmig verengt, modifiziertes Deckepithel und isoprismatisches Rete-epithel liegen oft direkt einander an (Abb. 1a).

1.1.2. Der histologische Aufbau der Schaumzellansammlungen entspricht einem stark vaskularisierten bindegewebigen Maschenwerk, in das die Schaumzellen eingelagert sind. Aus dem geordneten, neben Kollagenfaserbündel und Fibrozyten auch glatte Muskulatur enthaltenden Bindegewebe der Hodenkapsel ziehen Arteriolen in das lockere subepitheliale Bindegewebe des Rete testis. Durch vielfache fächerartige Verzweigung entsteht ein dichtes Kapillarnetz. Bindegewebsstränge enthalten die bis zu 30 μ dicken, teils sinusoidartig erweiterten Kapillaren. Die Schaumzellen liegen zwischen diesen Kapillaren paketartig angeordnet, wobei die kleineren, stärker chromophilen Zellen gefäßnah und die größeren schaumigen Zellen vermehrt peripher liegen (Abb. 1a). Dem unterlagernden Bindegewebe sitzen die Schaumzellansammlungen zumeist breit auf, es werden auch tropfenartige

Invaginationen in das Lumen der Retelängszisterne hinein gesehen, die eine stielartige Verbindung zur Retewandung besitzen, in deren Bereich das modifizierte Deckepithel in das kubische Reteepithel übergeht und sich auf die Retewandung als Auskleidung der intrakapsulären Retelängszisterne fortsetzt. Wird der Stiel im Schnitt nicht getroffen, liegt die Schaumzellansammlung scheinbar frei im Lumen des Rete testis (Abb. 2a bis 2c vom Februar).

1.1.3. Die Anzahl der Schaumzellansammlungen wechselt offenbar individuell stark, sie werden nicht in jedem Erpel dieser Periode gefunden. Große Ansammlungen liegen zumeist einzeln, seltener gruppenweise im Bereich der Retelängszisterne. Ihre Zahl wird von mir auf etwa ein bis zwei Dutzend geschätzt.

1.1.4. Die Morphologie der Schaumzellen ist sehr variabel. Dies gilt insbesondere für die Größe und die äußere Form der Zellen. Spindelförmige und sphärische Zellen mit wechselnder Zahl von Fetttropfen im Cytoplasma sind zwischen 10 und 50 μ lang resp. im Durchmesser groß. In der Übersichtsvergrößerung erscheint das Cytoplasma schwamm- oder schaumartig und von einem glatten Plasmalemm umgeben. Zahlreiche runde, etwa 1 μ große Fetttropfen, im Routinepräparat wegen der herausgelösten Lipide als Vakuolen erkennbar, nehmen den größten Teil des Zelleibes ein. Etliche Zellen sind mit Fetttropfen überladen; in ihnen sind vielgestaltige Riesenfetttropfen mit Durchmessern bis zu 15 μ nicht selten (Abb. 1a, 2b und 2c; Übersichten).

Mit der Ölimmersion läßt sich in den weniger stark vakuolisierten Schaumzellen eine Anordnung der Fetttropfen in Gruppen oder Reihen erkennen, zwischen denen recht schwach angefärbte Zytoplasmastege und -zwickel häufig in den fettropfenfreien perinukleären Bezirk einstrahlen. Das Cytoplasma in der Kernregion erscheint inhomogen durch darin enthaltene kleinste chromophile Einlagerungen. Ein schmaler hypolemmaler Saum ist ebenfalls frei von Fetttropfen; bei

elliptischen Schaumzellen scheint er mitunter im Bereich der Zellpole schildartig verstärkt zu sein. Der überwiegend exzentrisch gelegene Zellkern ist polymorph und mißt etwa 3 - 5 μ im Durchmesser. Das Kernchromatin ist deutlich marginal kondensiert, inmitten des Kernes liegt ein deutlich sichtbarer Nucleolus.

1.1.5. Die Differentialdiagnose zwischen Schaumzellen und Schaumzellheterophagen ist mit dem Lichtmikroskop nur in wenigen günstigen Fällen möglich, wenn das Spermium längs getroffen mit dem Schaumzellspermatophagen in einer Schärfentiefebene liegt. Die Mehrzahl aller Spermatozoen ist jedoch quer getroffen und liegt größenordnungsmäßig im Bereich der Auflösungsgrenze des Lichtmikroskops.

Wie elektronenoptische Befunde zeigen (siehe S. 31 und Abb. 11), beginnen die Schaumzellen mit der Einwanderung in das Lumen des Rete testis Zelltrümmer zu phagozytieren. Diese Phagozytose-tätigkeit ist mit dem Lichtmikroskop nicht zu erkennen. Deshalb werden phagozytoseaktive und -inaktive Schaumzellen im lichtmikroskopischen Teil gemeinsam betrachtet.

1.1.6. Die Verteilung der Schaumzellen (einschließlich der Schaumzellheterophagen) im Lumen der samenableitenden Gänge außerhalb der Schaumzellansammlungen erstreckt sich vom intratestikulären Rete testis über alle Nebenhodengangabschnitte bis in den Samenleiter. Intraepithelial oder subepithelial sind Schaumzellen nicht verstreut einzeln liegend, sondern nur in den umschriebenen Schaumzellansammlungen anzutreffen.

1.1.7. Die Zahl der Schaumzellen (einschließlich der Schaumzellheterophagen) in den samenableitenden Gängen ist in der Ruheperiode des Samenepithels am größten. Andere Zelltypen fehlen weitgehend in den Nebenhodenganglumina, so daß die Schaumzellen deutlich und regelmäßig zu erkennen sind. Individuell unterschiedlich erreicht die Zahl der Schaumzellen in den Ductuli efferentes ihr Maximum.

1.2. Elektronenmikroskopische Befunde

1.2.1. Die Kapillaren der Schaumzellansammlungen besitzen einige Besonderheiten gegenüber den Kapillaren des übrigen Retebindegewebes, deren Beschreibung aufschlußreich ist für den Nachweis der Genese der Schaumzellen. Die Kapillaren gehören dem geschlossenen Typ an, die Endothelzellen sind durch gap junctions miteinander verbunden und kaum miteinander verzahnt. Das Endothel verändert sich mit dem saisonalen Geschehen. Während in der Multiplikationsperiode des Samenepithels sog. helle und dunkle Zellen im Endothelzellverband zu finden sind (siehe S. 33), überwiegen in der hier beschriebenen Ruheperiode des Samenepithels die elektronendichteren, sog. dunklen Endothelzellen deutlich in der Kapillarwand (Abb. 3c).

Die dunklen Endothelzellen sind spindelförmig und messen etwa $5 \times 30 \mu$. Die Zelloberfläche dieser Zellen ist glatt, an den Polen laufen sie in schlanke Fortsätze aus. Das Cytoplasma enthält viele Polysomen, das granuläre endoplasmatische Reticulum (eR) ist lamellär ausgebildet und über die ganze Zelle verteilt. Die spärlicher vorhandenen Tubuli des glatten eR treten gegenüber den dicht mit Ribosomen besetzten Lamellen des granulären eR in den Hintergrund. Auffällig schlanke, mitunter bis zu 2μ lange Mitochondrien liegen überwiegend längs orientiert in den Endothelzellen. Einzelne Sacculi des Golgiapparates liegen inmitten eines Vesikelfeldes. Hypolemmale und ins Plasmalemm integrierte Vesikel sind an der Lumenseite der Endothelzellen häufig. Lipidtropfen sind in den Endothelzellen nur vereinzelt vorhanden. Das Fett ist in den etwa $0,5 \mu$ kleinen Tröpfchen im Gegensatz zu dem der großen Fetttropfen oft erhalten (Abb. 3d). Der Kern der Endothelzellen ist oval geformt, bei einer Breite von 3μ kann er über 14μ lang sein. Abgesehen von einigen Heterochromatingranula, zumeist als Saum, überwiegt das Euchromatin. Ein Nucleolus ist nur selten angeschnitten. (Abb. 3c)

1.2.2. Aus dem Endothelzellverband auswandernde_Kapillarwandzellen sind nicht selten. Es wird eine Ablösung peripher gelegener Wandzellen gesehen. (Abb. 3a bis 3d). Anstelle von gap junctions, die zwischen den Endothelzellen den Zellverband herstellen, treten zwischen den adluminalen und den peripheren Wandzellen Desmosomen auf (Abb. 3h und 3e). Hypolemmale Verdichtungen von Mikrofilamenten liegen einander in den Desmosomenhälften gegenüber, gepaart mit einer kontrastreichen Kittsubstanz im Interzellularspalt. Die Basallamina ist nahe der Auswanderungsstelle nur bruchstückhaft erkennbar, dagegen ist sie auf der von der Auswanderungsstelle abgewandten Seite der Kapillare kontinuierlich und deutlich stärker ausgebildet. Nach der Trennung der beiden Desmosomenhälften voneinander wird die nunmehr abgelöste Zelle als Transformationszelle bezeichnet (Abb. 3d und 3f).

1.2.3. Die ausgewanderte Transformationszelle hat sich bei nur wenigen μ Breite bis auf eine Länge von 40 μ vergrößert. Ein über die ganze Zelle verteiltes Netz des granulären eR, dessen Lamellen stellenweise zisternenartig erweitert sind, ist deutlich erkennbar. Die Mitochondrien sind wie in den Wandzellen der Kapillaren bis zu zwei μ lang. Vom Golgiapparat sind regelmäßig einige Sakkulistapel angeschnitten. Die Zahl der Vesiculae in seiner Umgebung ist stark erhöht, ihr Inhalt ist unterschiedlich dicht. Die freien Ribosomen haben zugenommen, so erscheinen die Transformationszellen elektronendichter als die Wandzellen. Die Fetttropfen liegen im Cytoplasma in Gruppen, sind etwa 1 μ groß und kreisrund. Die Kernanschnitte erscheinen etwa 3 μ breit und über 10 μ lang. Die Kerne sind unregelmäßig längsoval geformt. Das Kernchromatin ist aufgelockert und nur geringgradig marginal kondensiert, mitunter ist ein Nucleolus erkennbar (Abb. 3d). Die Zelloberfläche weist keine Fortsätze auf.

1.2.4. Übergangsformen werden aufgrund der kontinuierlichen Umwandlung der Transformationszellen in die Schaumzellen gesehen. Das granuläre eR tritt im Zelleib in den Hintergrund, die Zisternen verengen sich und die Lamellen sind im Schnitt in kürzeren Anschnitten getroffen. Die Zahl der Ribosomen nimmt ab, die Mitochondrien bewahren ihre Länge. Der Golgiapparat entwickelt sich aus einer dictiosomenarmen in eine multiple Form, die Zahl kleinster Vesiculae und recht elektronendichter Vesikel erhöht sich. Vermehrt sind Längsschnitte der Tubuli des glatten eR kenntlich. Centriolen sind im Schnitt mitunter getroffen, so daß eine Teilungsfähigkeit der Zellen angenommen wird. Die Kerne sind zunehmend unregelmäßiger geformt; oft gelappt, erscheinen sie weniger längsoval im Anschnitt. Das Kernchromatin ist marginal und perinucleolär stärker kondensiert, der Nucleolus wird deutlich, seine Pars amorpha und die Nucleolonema sind zu unterscheiden.

1.2.5. Fetttröpfenarme Schaumzellen liegen regelmäßig frei in der weiteren Gefäßperipherie, wohin die Transformationszellen ausgewandert sind. Ein Teil der fetttröpfenarmen Schaumzellen liegt in einem Geflecht von Zellfortsätzen der Fibrozyten und Fibroblasten, ebenso von Reticulumzellen. Mit den Bindegewebszellen durch viele Kontakteinrichtungen verbunden, wandern diese fetttröpfenarmen Schaumzellen nicht durch das Bindegewebe (Abb. 7a). Mit zunehmender Anreicherung von Fetttröpfen im Cytoplasma nimmt die Zahl der Kontakteinrichtungen deutlich ab. Fetttröpfenüberladene Schaumzellen sind frei von Zellkontakten (Abb. 7b und 7c).

1.2.6. Schaumzellen in den Schaumzellansammlungen sind zu meist kleiner als 20 μ im Durchmesser. Spindelförmige Schaumzellen können 3 x 30 μ , sphärische bis zu 50 μ groß sein. Das Cytoplasma ist recht elektronendicht, die Zellorganellen sind dicht gepackt. Die Mitochondrien messen etwa 0,2 x 1 μ , aber auch bis zu 2 μ in der Länge. Die Matrix dieser Mitochondrien vom Crista-Typ erscheint dichter

als die Matrix des Schaumzellcytoplasmas. Im Gesamtbild der Schaumzelle sind die Mitochondrien unauffällig. Der Golgiapparat liegt in multipler Form vor, insbesondere in den fetttropfenarmen Schaumzellen sind regelmäßig mehrere Dictyosomen im Anschnitt getroffen. Die Golgifeldder werden von einer großen Anzahl kleiner Vesikel und unscheinbaren Anschnitten des glatten eR umgeben. Zentriolen, sonst ein seltener Befund, sind in den Schaumzellen recht oft angeschnitten. Das granuläre eR liegt in Form singulärer Lamellen vor und ist in den etwa 15 μ messenden Schaumzellen überwiegend peripher gelegen. Ebenfalls vermehrt in der Zellperipherie liegen die Polysomen. Mäßig elektronendichte Vesikel, primäre Lysosomen, sind selten. Bis zu 1 μ große osmiophile Partikel, sekundäre Lysosomen, treten erst in den fetttropfenüberladenen Schaumzellen einer Größe um 20 μ auf. In die Cytoplasmamatrix aller Schaumzellen ist eine Unzahl kleinster Vesiculae-, Filament- und Membrananschnitte eingelagert. Zum Paraplasma zählt eine stetig zunehmende Anzahl von Fetttröpfchen, die auch als Lipidvakuolen bezeichnet werden, da ihr Inhalt bei der Routinepräparation oft herausgelöst wird und elektronenoptisch leere Löcher zurückbleiben. Die stetige Zunahme der Fetttröpfchen im Cytoplasma der Schaumzellen wird von einer Vergrößerung und Abrundung der Zellen begleitet (Abb. 7a bis 7c).

Fetttropfenarme Schaumzellen einer Größe von etwa 5 x 10 μ enthalten wenige, um 0,5 μ kleine Fetttröpfchen, die in Gruppen vermehrt in der Peripherie der Zellen liegen und mitunter vereinzelt eine Verbindung zum glatten eR erkennen lassen. Die Folge einer Zunahme der Fetttröpfchen an Zahl und Größe sind fetttröpfchenreiche Schaumzellen. In einer etwa 12 x 15 μ großen Zelle werden etwa 75 angeschnittene Fetttröpfchen gezählt. Diese Fetttröpfchen sind zwischen 0,5 und 2 μ groß, kugelig und lassen zwischen sich organellenhaltige Zytoplasmastege von 0,2 bis 1 μ Breite stehen. Der hypolemmale Zytoplasmasaum und das perinukleäre Cytoplasma sind in

diesem Stadium weitgehend frei von Fetttropfen. Die weitere Fetttropfenanreicherung hat die kontinuierliche Umwandlung zur fetttropfenüberladenen Schaumzelle zur Folge. Diese Zellen haben einen Durchmesser von 20 bis 50 μ . Der Kern wird von den Fetttropfen sekundär verformt, so daß er mitunter zwischen diesen baumartig verzweigt liegt. Die Zellorganellen mit umgebender Matrix werden von den Fetttropfen weitgehend verdrängt. Wenn zwischen ihnen nicht einmal mehr Ribosomen Platz finden, bedrängen sich die Lipidtropfen gegenseitig. Riesenfetttropfen bis zu einer Größe von etwa 20 μ drängen sämtlichen übrigen Zellinhalt auf eine Seite der Zellen, wovon die etwa ein μ großen Fetttropfen ebenfalls betroffen sind. Im Elektronenmikroskop erscheint der Inhalt der Fetttropfen wenig elektronendicht und homogen. Auch wenn die Mehrzahl der Fetttropfen vom Cytoplasma gut abgesetzt erscheint, fehlt den Fetttropfen eine Begrenzungsmembran. Sind die Lipide herausgelöst, verbleiben unscharfe Säume und membranartige Verdichtungen. Die Schaumzellen der Größenordnung um 50 μ weisen neben einer Konfluenz der Fetttropfen einen Schwund der Cytoplasmamatrix auf, der als Degeneration gedeutet wird: Es entstehen unregelmäßig und unscharf gegen vitale Zonen des Cytoplasmas abgegrenzte Areale einer Größe bis zu 10 μ , in denen es zu einer Anhäufung von überwiegend lamellären und weniger granulären osmiophilen Massen kommt (Abb. 7c). Diese Bereiche der fetttropfenüberladenen Schaumzellen werden als autophagische Kompartimente angesehen. Im Extremfall enthält der Zelleib dieser in den Schaumzellansammlungen gelegenen Zellen nahezu nur Reste von multilamellär geschichteten Lipidresten und dazwischenliegenden autophagischen Zonen. Die Zelloberfläche weist unabhängig vom Ausmaß der Fetttropfeneinlagerung übereinstimmende Merkmale auf. Über viele Mikrometer hinweg erscheint sie glatt, nur selten unterbrochen von einzelnen Mikrovilli und Pseudopodien. Schlanke lamellenartige Fortsätze einer Stärke um 0,2 μ sind scheinbar

regellos beetartig über die ganze Zelloberfläche der sphärischen Schaumzellen verteilt. Diese Zellfortsätze sind an den oft spindelförmigen fettropfenarmen Schaumzellen vorzugsweise an den Zellpolen büschelweise angeordnet. In den Schaumzellansammlungen füllen viele blattartige Fortsätze die Zwickel zwischen mehreren Schaumzellen aus. Die Mehrzahl dieser Zellfortsätze läßt sich bis zum jeweiligen Perikaryon zurückverfolgen, was für die Lamellenform spricht.

1.2.7. Das Deckepithel der Schaumzellansammlungen setzt kontinuierlich das kubische Reteepithel über den Schaumzellen fort und grenzt diese Zellansammlungen gegen das Retelumen ab. Das Deckepithel ist abgeplattet, ein-,zumeist mehrschichtig und stellt ein erheblich modifiziertes Reteepithel dar. Neben den Schlußleisten der Deckzelllage sind die Zellfortsätze der tieferen Zellagen des Epithels durch eine Vielzahl von Kontakteinrichtungen miteinander verbunden. Dennoch ist das mehrschichtige Epithel aufgelockert; zwischen den Zellen der tieferen Lagen füllen Bündel kollagener Fibrillen die Interzellularräume aus. Die Basallamina umgibt die in das subepitheliale Bindegewebe vorspringenden Epithelzellen einzeln, sie ist nicht immer deutlich erkennbar (Abb. 8 und 10). In den netzartigen Maschen des Epithels liegen Fibrozyten, Fibroblasten und freie Zellen wie Schaumzellen und vereinzelte Lymphozyten. Eine Retikulierung des Epithels, d.h. eine ausgeprägte Erweiterung der Interzellularspalten ist deutlich.

Die zur Deckepithelzelllage modifizierten Epithelien sind flach, im Längsschnitt spindelförmig etwa 20 μ lang, vom Perikaryon in schlanke Fortsätze auslaufend. Im mäßig elektronendichten Cytoplasma liegen Polysomen und kleine Gruppen von Mitochondrien. Der Gehalt an granulärem eR wechselt, dieses ist auch zisternenhaft erweitert. Der Golgiapparat ist nicht stark entwickelt. Der Gehalt der Epithelzellen an Vesikeln ist minimal, eine geringe Randvesikulation ist erkennbar. Primäre und sekundäre Lysosomen fehlen

den Epithelzellen vollständig. Ihr Kern ist regelmäßig oval, das Heterochromatin tritt gegenüber dem Euchromatin bis auf einen schmalen Saum in den Hintergrund.

1.2.8. Die massenhafte Freisetzung von Schaumzellen aus den Ansammlungen in das Lumen des Rete testis hinein beginnt mit der Einwanderung der Schaumzellen in die Maschen des retikulierten Deckepithels (Abb. 1c und 1d). Nur die zusammenhängende Lage der adluminalen Deckzellen trennt die Schaumzellen vom Retelumen. In großen Lücken der Deckzelllagen liegen massenhaft Schaumzellen, die offenbar in großer Zahl in das Lumen der intrakapsulären Retelängszisterne einbrechen.

1.2.9. Als Schaumzellheterophagen werden die Schaumzellen bezeichnet, die im Lumen der samenableitenden Gänge Zellen resp. Zelldetritus phagozytieren (Abb. 11 und 12). Diese Zellen unterschiedlicher Größe und Fettspeicherungsstadien unterscheiden sich von den Schaumzellen durch eine stetig wachsende Zahl von osmiophilen heteromorphen Granula, die als sekundäre Lysosomen gedeutet werden, was zur Blütezeit der Spermatogenese durch den Nachweis saurer Hydrolasen in den schaumigen Zellen des Retelumens gestützt wird (GOSSRAU und TETZLAFF 82). Die in der Ruheperiode des Samenepithels phagozytoseaktiven Zellen können als Schaumzellmakrophagen näher spezifiziert werden. Sie liegen nicht selten rosettenartig um abgelöste Keimzellvorstufen, die von ihnen phagozytiert werden.

Schaumzellspermatophagen werden in der Ruheperiode des Samenepithels nicht gesehen, da in dem vorliegenden Material die Spermatogenese vollständig ruht, die Tubuli seminiferi contorti kein sichtbares Lumen besitzen und in den samenableitenden Gängen keine Spermatozoen gesehen werden. Es fehlen Zellen mit erkennbaren Spermatozoenresten in Phagolysosomen.

2. Schaumzellen und Schaumzellspermatophagen in der Multiplikationsperiode des Samenepithels: Februar

2.1 Lichtmikroskopische Befunde

Die histologisch-zytologische Zusammensetzung der Schaumzellansammlungen entspricht den diesbezüglichen Befunden der Ruheperiode im November.

2.1.1. Die Häufigkeit und die Verteilung der Schaumzellansammlungen weicht vom Entsprechenden des Ruheperioden-Befundes insofern ab, als diese Ansammlungen nurmehr sehr selten angetroffen werden. Sie verteilen sich bevorzugt in der Pars suprarenalis (SAUER 74) des Nebenhodens, weniger über die ganze Ausdehnung der Hoden-Nebenhodengrenze im Hodenkapselbereich des Rete testis-Bindegewebes.

2.1.2. Die Schaumzellen in den Schaumzellansammlungen sind zumeist über 20 μ im Durchmesser groß. Der Anteil fetttropfenarmer Schaumzellen hat sich stark verringert. Fetttropfenüberladene Schaumzellen mit einem Durchmesser über 40 μ sind vermehrt zu finden. Deutlich ist die Abnahme der schwach chromophilen Cytoplasmaanteile und die Zunahme an Riesenfetttröpfen (Abb. 2a bis 2c).

2.1.3. Schaumzellheterophagen sind in den samenableitenden Gängen in der Übersicht nur selten anhand inkorporierter Zelltrümmer erkennbar. Von den Schaumzellen der Schaumzellansammlungen unterscheiden sich die Heterophagen nicht. Es wird auf die elektronenmikroskopischen Befunde verwiesen (siehe S. 37).

2.2. Elektronenmikroskopische Befunde

2.2.1. Die Kapillaren der Schaumzellansammlungen entsprechen jenen in den Schaumzellansammlungen der Ruheperiode. Neben den beschriebenen Kapillaren mit recht dicken Gefäßwänden werden darüber hinaus kurze Streckenabschnitte und Wandsegmente gesehen, deren Kontinuität durch 0,1 bis 0,2 μ dünne blattförmige Fortsätze der Endothelzellen gewährleistet wird (Abb. 4b, 4d, 5a und 5b).

Diese Abschnitte der Kapillaren ähneln den Haargefäßen der Hodenkapsel außerhalb der Schaumzellansammlungen. Die Besonderheit der Kapillaren der Schaumzellansammlungen wird dadurch unterstrichen, daß die etwa ein μ dicken Gefäßwände zwei unterschiedlich elektronendichte Zellformen besitzen (Abb. 4a, 4c und 6b).

Die weniger elektronendichten Wandzellen (künftig: helle Wandzellen) enthalten eine geringe Zahl an freien Ribosomen und das granuläre eR ist auf wenige kurze tubuläre Anschnitte beschränkt. Vereinzelt kommen Mitochondrien vor. Kernanschnitte sind regelmäßig rundlich bis oval geformt, das Euchromatin überwiegt, das Karyoplasma ist aufgelockert. Die elektronendichteren Wandzellen (künftig: dunkle Wandzellen) entsprechen der Mehrzahl der Endothelzellen, wie in der Ruheperiode beschrieben. Helle und dunkle Wandzellen liegen in nur wenigen Kapillaren in einer gemeinsamen Zelllage um das Lumen angeordnet (Abb. 4a). Durch eine unterschiedliche Orientierungsrichtung der Zellfortsätze beider Zelltypen entsteht eine differenzierte Lagerung der Zellen in zwei Schichten (Abb. 4c und 6b). Die hellen Zellen strecken ihre Fortsätze peripher durch die Basallamina vor, die über weite Strecken sehr dünn und vielfach diskontinuierlich erscheint (Abb. 6b). Die dunklen Wandzellen besitzen schlanke zentralgerichtete Fortsätze, die am Lumen der Kapillaren die hellen Wandzellen überlagern und diese zumindest teilweise von der Lichtung verdrängen (Abb. 4a), so daß die hellen Zellen überwiegend Perizyten gleich in einer zweiten unvollständigen Zelllage liegen (Abb. 4a, 4c und 6b). Während sich in der Ruheperiode des Samenepithels peripher gelegene Wandzellen ablösen (siehe S. 26), die den dunklen Wandzellen entsprechen, wandern in der Multiplikationsperiode dunkle Wandzellen aus dem adluminalen Zellverband der Haargefäße der Schaumzellansammlungen aus.

2.2.2. Auswandernde dunkle Wandzellen nehmen gegenüber den übrigen dunklen und hellen Wandzellen an Größe zu und wölben

sich dabei anfangs in das Lumen vor, so daß die Kapillarlichtung spaltförmig verengt werden kann (Abb. 4c). Schlanke Fortsätze dieser Zellen durchdringen sowohl die schütterre, lückenhafte Basallamina als auch die unvollständige Lage der peripher gelegenen hellen Wandzellen, die mitunter die Kapillare korbzellenähnlich umgreifen (siehe Textabb. 1).

1



Textabbildung 1: Vergrößerte dunkle Wandzelle mit basalem Zellfortsatz

Die gap junctions, die die auswandernde Wandzelle mit ihren Nachbarzellen verbinden, sind am lumenzugewandten Ende des Interzellularrspaltes noch erhalten. Die Ablösung der auswandernden Wandzelle und der gleichzeitig erfolgende Lückenschluß durch Fortsätze der Nachbarzellen wird aus Momentaufnahmen rekonstruiert. In diesem Zwischenstadium wird eine Leitschienenfunktion der auswandernden Zelle gegenüber den Zellfortsätzen der Nachbarzellen diskutiert (siehe S. 51f und Textabbildung 2).



Textabbildung 2: Rekonstruiertes Zwischenstadium nach EM-Fotos; die auswandernde Wandzelle leitet die lückenschließenden Fortsätze aufeinander zu.

Die ausgewanderte, losgelöste ehemalige Wandzelle wird aufgrund der Veränderung des Zellbildes von mir als Transformationszelle bezeichnet (Abb. 4b, 4d, 5a und 5b). Zur Morphologie der Transformationszelle gilt der entsprechende, in der Ruheperiode des Samenepithels erhobene Befund (siehe S.26). Bevorzugt werden diese Zellen in engem Kontakt mit der Kapillarwand gesehen. Über Kontaktzonen, die eine dem Interzellularspalt zwischen den Endothelzellen entsprechende Spaltbreite haben, stehen die Transformationszellen mit den Fortsätzen ihrer Nachbarzellen in Verbindung (siehe Textabb. 3 und Abb. 5a und 5b).

3.



Textabbildung 3: Transformationszelle besitzt drei Kontaktzonen zu lumenbegrenzenden Endothelzellen; unterbrochene Basallamina

Nur die etwa $0,1 \mu$ dünnen Fortsätze sichern adluminar der ausgewanderten Transformationszelle die Kontinuität des Endothels. Basal der Fortsätze ist eine Basallamina ausgebildet, die auch die durch gap junctions verbundenen Fortsatzenden überbrückt. Im Bereich der Kontaktzonen zwischen den Zellfortsätzen einerseits und der Transformationszelle andererseits fehlt die Basallamina.

2.2.3. Das Deckepithel der Schaumzellansammlungen wandelt sich in der Regel in ein einschichtiges Plattenepithel um, Abschnitte mit mehreren Zellagen sind Überbleibsel des retikulierten Epithels. Die Perikaryen liegen weit auseinandergezogen, die Zellkontakte zwischen schlanken Zellfortsätzen sind nurmehr punktförmig, dazwischen liegen ausge dehnte, mitunter verzweigte intraepitheliale Zwischenräume, die von apikalen und basalen Zellkontakten begrenzt werden. Die Basallamina ist deutlich kenntlich und über weite Strecken lückenlos. Sie liegt einem aufgelockerten, deutlich verbreiterten Geflecht kollagener Fibrillen auf (Abb. 9). Neben Fibrozyten sind in diesem Geflecht Lymphozyten und Mastzellen vereinzelt anzutreffen. Aus der Schaumzellansammlung in das Retelumen wandernde Schaumzellen sind rar, vereinzelt werden Schaumzellen in den Interzellularspalten des Epithels gesehen.

2.2.4. Die Einteilung der Schaumzellen in den Schaumzellansammlungen in fetttropfenarme, -reiche und -überladene Schaumzellen gilt in der Multiplikationsperiode ebenso wie in der Ruheperiode des Samenepithels. Entsprechend der stark verminderten Auswanderung von Transformationszellen aus der Kapillarwand sind die fetttropfenarmen Schaumzellen selten. Es überwiegen die bis zu 50μ großen sphärischen fetttropfenüberladenen Schaumzellen mit darin enthaltenen Riesenfettropfen.

2.2.5. Die fetttropfenhaltigen Zellen in den Gängen des Nebenhodens sind in der Multiplikationsperiode den Schaumzellheterophagen zuzurechnen.

Je nach phagozytiertem Material werden diese Zellen den Schaumzellspermatophagen oder den Schaumzellmakrophagen zugeordnet.

2.2.6. Schaumzellspermatophagen treten erstmals in der Multiplikationsperiode des Samenepithels in Erscheinung, etwa 10 μ große fetttröpfchenreiche Schaumzellen sind ihre Vorläuferzellen.

2.2.6.1. Die Morphologie der Schaumzellspermatophagen unterliegt fortlaufenden Veränderungen mit steigender Zahl phagozytierter Spermatozoen. Ihre Größe nimmt von etwa 11 μ ohne inkorporierte Spermatozoen bis auf 21 μ im Durchmesser zu, wie im Falle eines Schaumzellspermatophagen mit 21 Spermienkopfanschnitten im Cytoplasma gemessen. Durchschnittlich werden 10 Spermienanschnitte in 15 x 20 μ großen Schaumzellspermatophagen gezählt, was wie später ausgeführt zwei phagozytierten Spermatozoen entspricht (siehe S. 66). Der Kern der Schaumzellspermatophagen ist recht regelmäßig oval geformt, mitunter ist er flach gebuchtet und etwa 5 μ lang. Ein deutliches Merkmal sind tiefe, schlanke Kerninvaginationen, von denen der Kern im Anschnitt wenigstens eine, aber auch bis zu vier besitzen kann. Querschnitten erscheinen diese Invaginationen rundlich mit einem Durchmesser von einem halben μ . Sie enthalten Polysomen und Mikrofibrillen, die aus dem Cytoplasma in die Invagination hineinziehen. Schaumzellspermatophagenkerne sind nur sehr selten gelappt oder segmentiert. Das Euchromatin prägt das Kernbild, Heterochromatin ist nur als feine unregelmäßige Granulation über den Kern verteilt und als Randsaum vorhanden. Bei entsprechender Schnittführung ist der zentralständige Nucleolus an eine Invagination angelagert zu sehen. In ihm sind Nucleolonema und Pars amorpha gut zu unterscheiden. Der Kern nimmt in der Zelle eine exzentrische Position häufig ein (Abb. 13e, 14b und 17a). Das Cytoplasma besitzt eine recht elektronenlichte Matrix bei enger Packung der Organellen. Die Mitochondrien sind im Anschnitt

etwa 0,2 μ dick, unterschiedlich lang und mitunter hantelförmig oder abgeknickt. Sie liegen gruppenweise zusammen im Cytoplasma. Der Golgiapparat liegt inmitten eines Areals von feinen Vesikeln in Kernnähe. Zuweilen schnüren sich bis zu 0,3 μ große Golgivesikel von ihm ab. Bis zu 2 μ große mäßig elektronendichte Bläschen gruppieren sich zu einem Feld im Cytoplasma. Diese Vesikel werden als primäre Lysosomen gedeutet, welche bei noch phagozytierenden Schaumzellheterophagen besonders deutlich ausgebildet sind. (Abb. 12a) Mit dem Abbau später phagozytierten Materials vermindert sich die Zahl der primären Lysosomen, diese treten dann nur noch vereinzelt auf. Etliche bis zu drei μ große maximal osmiophile heteromorphe Granula mit granulärem und lamellärem Inhalt, Phagolysosomen, prägen das Bild des aktiven Heterophagen. Das granuläre eR liegt in Form kurzer Tubuli im Anschnitt vor. Freie Ribosomen sind in großer Zahl über die ganze Zelle verstreut. Fetttropfen werden in Schaumzellspermatophagen ebenfalls gesehen. Die Fetttropfenanreicherung überschreitet nicht das für die fetttropfenreichen Schaumzellen charakteristische Ausmaß. Die Fetttropfen liegen in Gruppen im Cytoplasma, lassen aber regelmäßig das perinukleäre Areal und das Feld der primären Lysosomen fetttropfenfrei erscheinen. Zwischen den aktiven und den inaktiven Schaumzellspermatophagen besteht kein deutlicher Unterschied im Fetttropfengehalt. Die Zelloberfläche der Schaumzellheterophagen besitzt ebenfalls schlanke lamellenartige Fortsätze, wie sie bei den Schaumzellen beschrieben werden (siehe S. 29). Diese Lamellen sind großflächig, mitunter verzweigt. Daneben sind auch plumpe Zellausstülpungen vorhanden, in die hinein sich ein weitgehend organellenfreies, aber cytoskelettreiches Cytoplasma fortsetzt (Abb. 21).

2.2.6.2. Die Spermatophagie ist ein auf das Lumen des Rete testis und der Ductuli efferentes proximales beschränkter Vorgang.

2.2.6.2.1. Die Inkorporation der Spermatozoen beginnt, indem die Schaumzellspermatophagen mit ihren blattförmigen Zellfortsätze den Kopf des Spermatozoons umfassen (Abb. 13a). Nachfolgend wird dieser in eine trichterartige Einziehung der Zelloberfläche aufgenommen (Abb. 13a, 13b und 13f). Aus dieser Invagination ragen das Mittelstück und der Schwanz in das Lumen des jeweiligen Nebenhodenganges, wobei sich das Spermium der Zelloberfläche des Schaumzellspermatophagen eine kurze Strecke weit tangential auflagert. Fortlaufend ergreifen nun die lamellären Zellfortsätze das Mittelstück und danach proximale Anteile des Spermien-schwanzes und überdachen nach und nach lippenartig eine flache Rinne, in der das Spermium dem Schaumzellspermatophagen nahezu auf ganzer Länge anliegt. Plumpe Zellzungen überlagern das Spermium und fixieren es so (Abb. 13c, 13d, 14a und 14b). Im Mündungsbereich der röhrenförmigen Invagination in die Rinne an der Zelloberfläche werden in den schlanken Zelllippen gebündelte Mikrofilamente gesehen, die einen tabaksbeutelähnlichen Verschuß bewirken können. Die Invagination wird tunnelartig verlängert, die Rinne verschließt sich, indem Zellkontakte an den Kanten der das Spermium umgreifenden Lippen auftreten (Abb. 14b), bis das Spermium in ganzer Länge in einer den Schaumzellspermatophagen mehrfach umgebende Röhre steckt. Eng aufgerollte Spermatozoen in sphärischen Phagosomen werden nicht gesehen. Erst nach vollständiger Aufnahme schließt sich diese Röhre am Schwanzende des Spermiums und wird damit bei Lösung vom Plasmalemm zum Phagosom. Im Phagosom liegt das Spermium zunächst äußerlich unverletzt, also mit intaktem Spermiolemm, jedoch sind Zeichen der Desintegration, lange bevor das Spermium vollständig inkorporiert worden ist, keine Seltenheit. Ein typischer Befund sind Phagosomen mit je einem Spermienkopfanschnitt und zwei bis drei Schwanzanschnitten darin. Hier hat sich das in mehreren Windungen im Cytoplasma des Schaumzellspermiophagen liegende Phagosom

zu einem Ringphagosom mit nur einer Windung vereinigt (siehe Diskussion S. 68). Für die Ringtunnelform des Phagosoms sprechen die parallele Anordnung zusammengehöriger Spermienanteile (identische Schnittwinkel aller Spermienbestandteile eines jeweiligen Phagosomenanschnitts), der gleiche Rotationssinn der Spermienanschnitte eines Phagosoms (Drehsinn der Doppeltubuli des Achsenskeletts) und die charakteristische Zusammenstellung der in einem Phagosom miteinander getroffenen Spermienbauabschnitte (Kopf- und mehrere Schwanzanschnitte). Die in ihrer Länge bekannten Bauteile der Spermien lassen grobe Rückschlüsse auf den Umfang des Ringphagosoms zu (Abb. 15a bis 15d).

2.2.6.2.2. Im Falle der Aufnahme mehrerer Spermatozoen in denselben Schaumzellspermatophagen zur gleichen Zeit oder kurz nacheinander liegen deren Köpfe eng zusammengedrängt in jeweils eigenen Invaginationen des Plasmalemmas, die oft auf einen plumpen Zellfortsatz resp. einen Zellpol oder ein Areal der Zelloberfläche konzentriert sind. Die Cytoplasmamatrix dieser initialen Aufnahmezone ist weitgehend frei von Zellorganellen und Fetttropfen, sie enthält große Mengen gebündelter und solitärer Mikrofilamente, die in kleine lamelläre Auf- und Einfaltungen des Plasmalemmas hineinziehen und den Phagosomen tangential anliegen. Zahllose kleinste Vesiculae unterschiedlicher Elektronendichte sowie freie Ribosomen kommen vor. Während die Köpfe in der initialen Aufnahmezone räumlich festgelegt sind, streben die übrigen Abschnitte der Spermatozoen mit ihren dazugehörigen Phagosomen von der initialen Aufnahmezone im hypolemmalen Cytoplasma zum Saum zu allen Seiten (Abb. 13c und 14a). Phagosomenanschnitte mit Spermien Schwanzstücken werden so fern der Spermienköpfe unter dem Cytoplasma der Schaumzellspermatophagen gesehen (Abb. 13c).

2.2.6.2.3. Zu den Organellen des Spermienabbaus im Schaumzellspermatophagen zählen primäre Lysosomen, die in den Zellen, die noch nicht oder gerade erst phagozytieren, sehr zahlreich sind. (Abb. 13c)

Diese primären Lysosomen sind zwischen 0,5 und 2 μ groß und liegen in einem zentralen Areal der Schaumzellspermatophagen zusammen. Sie enthalten mäßig elektronendichtes fein granuläres und fingerabdruckartiges lamelläres Material. In diesen recht großen primären Lysosomen formen sich zwischen 50 und 100 μ kleine konzentrische multilamelläre Körperchen (Abb. 12a, 12b, 13a, 16a bis 16c). Die begrenzende Membran um die primären Lysosomen ist nicht immer deutlich erkennbar. Mit zunehmender Heterophagie kommt es in den großen primären Lysosomen zu einer Kondensation der Lamellenstapel zu bis zu 2 μ großen, zumeist aber sehr viel kleineren zwiebelschalenartigen Membrankörpern (Abb. 16b und 16c). Der vormals feingranulierte Anteil, nunmehr grobkörnig aggregiert, nicht aber kondensiert, ist vermindert. So läßt sich die Entstehung großer geordneter multilamellärer Körper aus primären Lysosomen zeigen (Abb. 14b, 16c und 17b). In der Nähe des Phagosoms treten gehäuft 50 bis 100 μ kleine primäre Lysosomen auf, die sich von den Vesikeln dieser Größenordnung durch einen mäßig elektronendichten inhomogen-granulären Inhalt unterscheiden (Abb. 15e). Mit der Fusion dieser kleinen primären Lysosomen mit den Phagosomen entstehen die Phagolysosomen, in denen sich der Abbau der Spermatozoen vollzieht (Abb. 14a und 15e).

2.2.6.2.4. Erste sichtbare Anzeichen des Abbaus der Spermatozoen betreffen das Spermiollemm, das sich lange vor vollständiger Inkorporation aller Spermienabschnitte von der Kernmembran des Spermienkopfes abhebt. Dieser Vorgang ist von Fixationseinflüssen kaum zu trennen. Unter der gewellten Zellmembran sammelt sich zuweilen granuläres Material an. Im Bereich des Acrosoms findet sich ein mehrlagiges kappenartiges Kondensat unregelmäßiger Lamellen unter dem Spermiollemm (Abb. 15a, 15b und 15e). Hier reißt die Spermienzellmembran ein und rollt sich auf. Kleine spiralförmige Membrankörper werden mit dem Plasmalemm in Verbindung stehend gesehen (Abb. 15e). Die Desintegration der osmiophilen

Kernchromatins beginnt noch vor dem Zerreißen des Plasmalemmes. Auf der zuvor glatten Kernmembran zeigen sich aufgelagerte Rauigkeiten. Die Kernmembran löst sich scheinbar zuerst im akrosomenkappenfreien halsnahen Kernbereich feingranulär auf (Abb. 15b und 15e). In der Folge vergrößert sich der Kerndurchmesser, einzelne Chromatinbrocken werden durch die Entstehung weniger elektronendichter Fugen sichtbar (Abb. 14a). In der Peripherie des Kernes bilden feinste Mikrofilamente ein dichtes radiäres Geflecht. Entlang dieser Speichen divergieren die etwa 50 m μ großen Chromatinbrocken strahlenartig und werden zu weit weniger dichtem Material durch lysosomale Einwirkung verdaut (Abb. 14a). Die Mitochondrien des Mittelstückes schwellen frühzeitig an, deshalb bildet sich kein freier Zwischenraum unter der Spermienzellmembran. Die Dichte der Mitochondrienmatrix nimmt ab und die helicoidale Anordnung der Mitochondrien geht verloren. Die Cristae zerfallen in vesikelartige und tubulöse Reste, der Raum zwischen der inneren und der äußeren Mitochondrialmembran weitet sich. Es gilt auch hier, daß Artefakte nur schwer abzugrenzen sind. Schließlich liegen die Bruchstücke der Mitochondrienmembranen inmitten der feingranulären Reste der Mitochondrienmatrix (Abb. 14a und 17b). Die Zellmembran des Spermienschwanzes zerfällt in kurze Bruchstücke. Das Hauptstück des Spermienschwanzes weist ein recht elektronendichtes granuläres Restmaterial der Ringfaserscheide und der Mantelfasern auf (Abb. 14a und 17b). Dieses umgibt das Achsenskelett saumartig, bleibt länger bestehen als die Achsenmikrotubuli, deren Desintegration am Endstück des Spermienschwanzes am besten studiert werden kann (Abb. 14a). Erste Veränderung der charakteristischen '9 x 2 + 2'-Struktur des Achsenskeletts ist auch hier ein Anschwellen der gesamten Anordnung. Im Inneren verdichten sich radiär angeordnete Partikel kurz vor dem Zerfall der Zentraltubuli. Jetzt erst verformen sich die äußeren Achsenmikrotubuli, die strenge ringartige Anordnung geht verloren. Die Ringfigur fällt in sich zusammen, bevor

die einzelnen Achsenmikrotubuli deutlich vom Schwanzende her auseinander streben. Das Phagosom buchtet sich poschenartig aus, so daß anschließend je ein bis zwei Achsenskelettmikrotubuli in einer Bucht des sekundären Lysosoms liegen. In dieser Form sind sie noch lange als charakteristische Spermienreste erkennbar, bis die aus A- und B-Tubulus bestehenden Achsenskelettmikrotubuli durch die Auflösung der dichteren A-Tubuli kurz vor dem Zerfall der B-Tubuli in Unkenntlichkeit übergehen, feingranuläres Material zurücklassend (Abb. 14a).

2.2.6.2.5. Die Restkörper der Spermatophagie sind multilamelläre Körper und osmiophile Partikel inmitten ungeordneter Membranstücke. Im Querschnitt sind diese lysosomalen Überbleibsel der Spermatozoen nicht größer als $1\ \mu$ im Durchmesser. Als beständigste Strukturen der Spermatozoen erweisen sich das Acrosom und die Ringfaserscheide. Vom Acrosom bleiben typische mehrlagige, osmiophile grob kondensierte Myelinfiguren. Von der Ringfaserscheide bleiben recht elektronendichte granuläre Partikel zurück (Abb. 17b). Vom feingranulären Restmaterial, dem Auflösungsprodukt nahezu aller übrigen Spermienstrukturen, ist der Verbleib unbekannt. Eine Ausschleusung der lysosomalen Restkörper wird nicht gesehen, was jedoch nicht unbedingt gegen eine Exozytose spricht.

Phagolysosomen mit darin enthaltenen desintegrierenden Spermatozoen werden im Falle einer erneuten Spermatophagie durch denselben Schaumzellspermatophagen von den sich neu formierenden Phagosomen tiefer in den zentralen Teil der Zelle verdrängt, was zu einer Verlagerung des Kerns zur Zellperipherie hin führen kann. In der Folge sind ältere Phagolysosomen und lysosomale Restkörper auch in Kernnähe anzutreffen (Abb. 17a). Im Cytoplasma ehemals sehr aktiver Schaumzellspermatophagen fallen die vielen multilamellären Wirbelkörper resp. Myelinfiguren auf (Abb. 14b und 17a). Diese rühren zum einen von den großen primären Lysosomen, zum anderen von der Akrosomenkappe her und sind schlecht

voneinander zu unterscheiden. Lamellenrestkörper der primären Lysosomen sind regelmäßig feinlamellär, zwiebelschalenartig geordnet. Die multilamellären Restkörper des Acrosoms sind dagegen weniger gut geordnet und bilden im Längsschnitt sichtbare spitzwinkelige, grob kondensierte Stapel, die häufig mit osmiophilen Granula und unregelmäßigen Membranresten in ihrer Umgebung vergesellschaftet sind. Längsschnitte von lysosomalen Restkörpern sind unscheinbar; hilfreich für eine Identifikation einzelner, weitgehend verdauter Spermienbestandteile ist die erhaltene Topographie der Reste entsprechend ihrer Lage im Phagosom vor der Desintegration (Abb. 14b, 15a, 15c, 17a und 17b).

2.2.7. Die Morphologie der Schaumzellmakrophagen unterscheidet sich von der der Schaumzellspermatophagen anfänglich nur wenig, hier sind insbesondere die Reste von Keimzellvorstufen in Phagolysosomen als Unterscheidungsmerkmal zu nennen. Daneben ist das Ausmaß der Fetttropfenanreicherung im Cytoplasma variabler und der Kern der Schaumzellmakrophagen weist die Kerninvaginationen nicht auf, seine Form ist weniger konstant oval. Mit der Inkorporation sphärischer Keimzellvorstufen, die im Falle der Spermatozyten I. und der Spermatiden über $6\ \mu$ im Durchmesser groß erscheinen, verändert sich in jedem Fall die Größe des Schaumzellmakrophagen erheblich. Sie nimmt von etwa $6\ \mu$ bis mitunter weit über $30\ \mu$ zu. Die raumfordernden Phagosomen verdrängen im Cytoplasma Zellorganellen und beeinflussen die Form des Zellkerns. Das Cytoplasma der Schaumzellmakrophagen, in seiner Ausstattung mit Zellorganellen von den Schaumzellspermatophagen her bekannt (siehe S. 38), besitzt zumindest in der phagozytoseaktiven Lebensphase einen sehr gut entwickelten multiplen Golgiapparat. Eine Unzahl kleinster Vesiculæ und Tubuli nimmt im Cytoplasma ein weites Feld ein, das fettropfenfrei ist, obwohl im übrigen Cytoplasma reichlich Fetttropfen eingelagert sind. Daneben sind die

primären Lysosomen als mäßig elektronendichte Partikel in einer Größe von 0,5 bis zu 2 μ auch in den Schaumzellmakrophagen zu finden (Abb. 12a). Diese Vesikel treten in einem komplementären Mengenverhältnis zu den osmiophilen, polymorphen sekundären Lysosomen auf, die kleinste Lipidtröpfchen enthalten (Abb. 11, 12c und 12d). Die Zelloberfläche des Schaumzellmakrophagen ist reich an Zellfortsätzen (Abb. 12a, 12c und 12 d).

2.2.7.1. Die Phagozytose durch Schaumzellmakrophagen findet im Lumen des Rete testis, in geringem Maße auch in den Lumina der folgenden Nebenhodengangabschnitte statt. Aus dem Keimepithel losgelöste, frei im Lumen flottierende Keimzellvorstufen werden von Schaumzellmakrophagen in toto inkorporiert. Diese Zellen werden von plumpen Zellfortsätzen umfaßt und werden in 5 bis 8 μ große sphärische Einbuchtungen aufgenommen. Der eingebuchtete Teil der ehemaligen Zelloberfläche wird nach Abschnürung vom Plasmalemm zur Phagosomenmembran. Tangentiale und zirkuläre Mikrofilamentbündel liegen um das Phagosom herum im Cytoplasma (Abb. 11 und 12b). Dieser Teil entspricht dem ehemals hypolemmalen Cytoplasma, das auch bei Schaumzellmakrophagen frei von Zellorganellen und Fetttropfen ist und Mikrofilamentbündel und zahllose unter 50 m μ kleine Vesikel enthält.

2.2.8. Für die Topographie und die Häufigkeit der Schaumzellheterophagen gilt, daß sie regelmäßig im Lumen der samenableitenden Gänge, insbesondere im Lumen des Rete testis gefunden werden. Schaumzellheterophagen durchdringen das kubische Reteepithel nicht. Im abgeflachten modifizierten Reteepithel liegen sie mitunter in den vergrößerten intraepithelialen Zwischenräumen, wandern sowohl durch die apikalen Schlußeisten als auch durch die unterlagernde Basallamina (Abb. 18d). Die Mehrzahl der fetttröpfchenhaltigen Zellen in den Lumina der Nebenhodengänge sind Schaumzellheterophagen. Schaumzellen ohne ein Anzeichen der Phagozytose sind im Lumen sehr selten, jedoch in den Schaumzellansammlungen

wohl ausschließlich vorhanden. Reste einer Heterophagie von Zellen sind in den meisten Schaumzellen im Lumen deutlich. Schaumzellspermatophagen liegen im Rete testis zumeist vereinzelt, nicht selten jedoch auch in kleinen losen Aggregationen zwischen den Resten untergehender Keimzellvorstufen und einiger weniger Spermatozoen. Die Ductuli efferentes und der Ductus epididymidis sind angefüllt mit wolken- oder schwarmartig zusammenliegenden Spermatozoen, zwischen denen einige Schaumzellheterophagen auch noch im Samenleiter regelmäßige Einzelbefunde darstellen. In das lockere Bindegewebe ehemaliger, gleichsam entleerter Schaumzellansammlungen zurückwandernde Schaumzellheterophagen sind Ausnahmebefunde, die Zahl solcher Areale im Nebenhoden entspricht der geringen Zahl der Schaumzellansammlungen (Abb. 18a bis 18d).

3. Schaumzellheterophagen in der Periode der vollständig ablaufenden Spermatogenese: Juni

3.1. Lichtmikroskopische Befunde

3.1.1. Schaumzellansammlungen werden im Juni im untersuchten Material nicht gesehen. Die Schaumzellen ohne lichtmikroskopisch sichtbare Anzeichen der Phagozytosefähigkeit scheinen vollständig zu fehlen. In den etwa 20 bis 50 μ großen fettropfenüberladenen Zellen sind chromophile Partikel erkennbar, deren Natur jedoch allein mit lichtmikroskopischen Mitteln im Dunkeln bleibt. Die betreffenden Befunde der Multiplikationsperiode werden durch das im Juni Gesehene bestätigt. Für die Schaumzellheterophagen gelten die schon gemachten Einschränkungen lichtmikroskopischer Diagnostik. Es wird deshalb auf die elektronenmikroskopischen Befunde hingewiesen.

3.1.2. Die Zahl der Schaumzellen und Schaumzellheterophagen ist in der Periode der vollständig ablaufenden Spermatogenese klein. Aufgrund ihrer Größe sind diese Zellen gut zu erkennen, auch wenn das Lumen angefüllt ist mit anderen

Zellen. Dabei ergibt sich folgende Verteilung: Das Rete testis erscheint nicht leer, insbesondere die engeren Abschnitte enthalten überwiegend Schaumzellheterophagen, wobei einige wenige Zellen ausreichen, um die Buchten des Rete testis auszufüllen. Hier liegt die Mehrheit der in dieser Jahreszeit angetroffenen Schaumzellheterophagen. Die Lumina der Ductuli efferentes proxx. sind prall mit Plasmastropfen der Zellprotrusion ihrer Epithelzellen und mit Keimzellbruchstücken angefüllt. Nur vereinzelt liegen schaumige Zellen dazwischen. In den Lumina der Ductuli efferentes distales und des Ductus epididymidis liegen große Mengen an Spermatozoen. Schaumzellheterophagen bleiben hier ein seltener Befund.

3.2. Elektronenmikroskopische Befunde

3.2.1. Die Schaumzellen sind im Lumen der samenableitenden Gänge zumindest sehr selten. Ob eine schaumige Zelle den phagozytierenden Schaumzellheterophagen oder den Schaumzellen ohne eine solche Fähigkeit zugeordnet werden muß, ist im Einzelfall oft unsicher, besonders wenn Organellen und Restkörper der Heterophagie nicht zu finden sind.

3.2.2. Den Schaumzellheterophagen sind die allermeisten recht uniformen sphärischen fetttropfenüberladenen Zellen aufgrund vereinzelter osmiophiler heteromorpher Granula, die als Telolysosomen gedeutet werden, zuzuordnen. Aktive Schaumzellheterophagen sind Einzelbefunde. So hat ein etwa 40 μ großer Schaumzellspermatophage ein Spermium inkorporiert. Heterophagische Organellen, wie primäre Lysosomen, sind nicht kenntlich. Die Cytoplasmabestandteile des Zellleibes sind durch die Lipidtropfen zusammengedrängt. Eine Desintegration des aufgenommenen Spermiums ist nicht erfolgt.

3.2.3. Die Zahl der Schaumzellen und Schaumzellheterophagen ist deutlich kleiner als in den übrigen Perioden der Spermatogenesezyklus. Solange Phagosomen und deren Restkörper der Unterscheidung zwischen den genannten Zellen dienen, ist diese in dieser Periode nicht möglich.

VI. Diskussion

Die biologische Funktion der Makrophagen und Spermatophagen im männlichen Genitaltrakt permanent spermatogenetischer Spezies unterscheiden sich wahrscheinlich erheblich von biologisch funktionellen Aspekten der Heterophagen saisonal reproduzierender Arten, wie das Studium der betreffenden Literatur erkennen läßt (HOLSTEIN 1978 und BREUCKER 1982). Insbesondere die Aufgabe der Spermatophagen des Menschen liegt im Dunkeln. Diese Zellen treten sowohl im Falle bestimmter Formen von Oligozoospermie als auch bei Gesunden individuell sporadisch auf. Nur in Fällen von Vasektomie sind sie regelmäßig an der Beseitigung von Spermatozoen und untergehenden Keimzellen beteiligt (Literaturübersicht bei HOLSTEIN 1978).

Bei Säugern und Vögeln mit saisonalem Spermatogenesezyklus werden dagegen mit dem physiologischen Untergang bestimmter Keimzellstadien auch in deren Beseitigung involvierte Makrophagen regelmäßig in den Tubuli seminiferi contorti gesehen. Ihre Beteiligung am Abbau dieser Keimzellstadien wird ebenfalls als physiologisch angesehen (BREUCKER 1982). Die vorliegende Untersuchung beschränkt sich auf Makrophagen und Spermatophagen im Nebenhoden des Pekingerpels in drei verschiedenen Perioden der Spermatogenese. Die Befunde lassen einen Jahreszyklus der Heterophagen im Nebenhoden erkennen, der ein zum Spermatogenesezyklus des Samenepithels annähernd reziprokes Verhalten zeigt: Vorstufen der Heterophagen werden in der Vorbereitungsperiode (siehe S. 51) gesehen, diese fällt in die Regressionsperiode des Samenepithels. Die Aktivitätsperiode der Heterophagen (siehe S. 56) geht mit der Ruheperiode des Samenepithels einher. In der Multiplikationsperiode treten kurzzeitig Spermatophagen zusätzlich im Nebenhoden auf, deren Ruheperiode in die Blütezeit der Spermatogenese fällt (siehe S. 71). Im Unterschied hierzu wird eine vergleichbare Phagozytose von Keimzellvorstufen in den Tubuli seminiferi contorti

des Höckerschwanen gesehen. Diese Makrophagen treten in der Regressionsperiode des Samenepithels auf (BREUCKER 1978 und 1982). Die scheinbar ausschließlich auf Spermatozoen geprägten Spermatophagen des Pekingerpels haben ihr Aktivitätshoch mit der erneut beginnenden Spermatogenese in den Nebenhodenganglumina. Eine Erklärung für diese offensichtlich andersartigen Verhältnisse könnte das Fehlen von Makrophagen in den Tubuli seminiferi contorti zur Zeit der Regression des Samenepithels sein (Dieses Faktum wurde nicht abschließend untersucht und bleibt einer weiteren Arbeit vorbehalten.). Durch das erhalten gebliebene, aber spaltförmige Lumen werden Keimzellvorstufen in den Nebenhoden des Pekingerpels ausgeschwemmt. Dort werden sie erst im Laufe der Ruheperiode des Samenepithels phagozytiert. Persistierende Keimzellvorstufen könnten dafür verantwortlich sein, daß mit der wiedererwachenden Spermatogenese der Anteil der mißgebildeten Spermatozoen und damit die Phagozytoseaktivität von Spermatophagen erhöht ist. Die Phagozytose mißgebildeter Spermatozoen (Abb. 14a), eine Verminderung ihrer Zahl im Ejakulat, scheint zumindest eine Funktion der Spermatophagen des Pekingerpels zu sein. Für die Erkennung geschädigter Spermatozoen könnten ähnliche Mechanismen eine Rolle spielen, wie sie für die Vorgänge bei der sog. Blutmauser erforscht sind.

Haltungsbedingte Einfüsse, wie die Rangordnung der Tiere, ihre Besatzdichte und das Zahlenverhältnis der Geschlechter wechselten in den vergangenen vier Jahren ebenso wie das Wetter und hatten Unterschiede im zeitlichen Verlauf des Spermatogenesezyklus resp. im Zyklus der Heterophagen bei den von mir untersuchten Tieren zur Folge. Vergleichbares beschreiben MARSHALL (1949) und LOFTS und MURTON (1968). Wegen der kleinen Zahl der untersuchten Pekingerpel können Angaben über Zeiten und Längen der einzelnen Perioden der Heterophagenaktivität nicht gemacht werden.

Die Vorbereitungsperiode der Heterophagen ist gekennzeichnet durch die Auswanderung der Transformationszellen, dies sind Vorstufen der Heterophagen, aus modifizierten Kapillarlärwänden des Retebindegewebes. Eine große Zahl dieser Zellen sammelt sich in umschriebenen Bereichen unter dem Reteepithel an. Am Übergang in die Aktivitätsperiode werden diese Zellen in das Lumen des Rete testis freigesetzt, wo sie Keimzellvorstufen phagozytieren.

Die modifizierten Kapillaren im Bindegewebe des Rete testis zeichnen sich gegenüber den übrigen Kapillaren durch einen auffällig weiten Durchmesser bis zu 30 μ , besonders stoffwechselaktive Wandzellen und eine schütterere Basallamina aus. Diese Wandzellen wandern aus dem Endothelverband unter Umwandlung in Transformationszellen in die Gefäßperipherie aus und werden durch Lipideinlagerung zu sog. Schaumzellen. Diese Kapillaren unterscheiden sich im Hinblick auf ihre Morphologie und ihre Fähigkeit, Zellen abzugeben in ähnlicher Weise von den übrigen Kapillaren des Rete testis, wie SCHULZ (1960) es in seiner elektronenoptischen Untersuchung des Endometriums des Rindes für das Verhältnis retikulo-histiozytärer Sinusoide zu den herkömmlichen Kapillaren des Endometriums beschreibt. In diesen Sinusoiden sieht er neben einer Zellbildung, bei der die Zellteilung von Wandzellen zur Verlagerung einer Tochterzelle in die Position der Adventitiazellen führt, auch die Freisetzung von Wandzellen in das Lumen hinein, ohne daß eine Zellteilung erfolgte. Entlang der Basallamina unterwandern Ausläufer benachbarter Endothelzellen die in das Lumen wandernde Wandzelle, wodurch die im Endothel entstehende Lücke bei ihrer Entstehung geschlossen wird. Eine derartige Auswanderung in die Peripherie der Kapillaren, wie sie im Rete testis des Pekingerpels erfolgt, sieht SCHULZ (1960) nicht. Ein Lückenschluß durch Nachbarzellen wird zum Ende der Proliferation des Endothels regelmäßig an Kapillaren des Rete testis beobachtet.

Die auswandernde Wandzelle durchdringt die Basallamina, deshalb können die lückenschließenden Fortsätze sich nicht an dieser orientieren. Daher müssen wahrscheinlich die auswandernden Wandzellen gegenüber den Nachbarzellen im Falle der modifizierten Retekapillaren eine Leitschienenfunktion wahrnehmen.

Vieles spricht für eine Herkunft der Heterophagenvorstufen aus dem Endothelzellverband, es ist aber nicht auszuschließen, daß es sich bei diesen Zellen um kurzfristig in den Endothelzellverband integrierte durchwandernde Blutzellen der monozytären Reihe handelt. Im Kapillarendothel werden organellenarme sog. helle Wandzellen von organellenreichen sog. dunklen Wandzellen unterschieden. Letztere wandern aus dem Kapillarendothel aus. In der Ruheperiode sind die Zellen des Endothelverbands noch einheitlich organellenreich; die Differenzierung in beide genannten Formen tritt erst in der Multiplikationsperiode deutlich in Erscheinung. Es treten also nicht zu ursprünglich unscheinbaren Endothelzellen die organellenreichen Zellen hinzu, wie dies für eine Genese der Heterophagenvorstufen aus Blutzellen zu erwarten wäre. Durchwandernde Zellen ohne Kontakteinrichtungen zum Endothel werden nicht gesehen. Im Retebindegewebe sind vereinzelt Lymphozyten vorhanden. Ihr Einwanderungsweg aus den Blutkapillaren steht auch den Monozyten offen, die jedoch nicht direkt nachgewiesen werden konnten. Dies schließt ihre Anwesenheit jedoch nicht aus. Eine allenfalls minimale Teilungsfähigkeit der ausgewanderten Blutmonozyten (COHN 1968) steht den nicht selten beobachteten Mitosen perikapillärer Zellen entgegen (Abb. 3b). Ich nehme deshalb eine Herkunft der Heterophagenvorstufen aus dem Retikulo-Endothelialen System an. Dagegen favorisiert HOLSTEIN (1978) die Gültigkeit des 'mononuclear phagocyte concept' von VAN FURTH et al. (1975) auch im männlichen Geschlechtsapparat, nachdem er alle möglichen Übergangsformen zwischen den Monozyten und reifen Makrophagen gesehen hat.

Dem schließt sich BREUCKER (1978) in ihrer Deutung der entsprechenden Verhältnisse beim Höckerschwan an. Dieses Konzept, das die Genese der phagozytierenden Zellen der verschiedenen Organe auf eine gemeinsame Stammform, den Monozyten zurückführt, wird seit seiner Postulierung kontrovers diskutiert. Beispiel für eine anderweitige Genese phagozytierender Zellen sind die vom Zoelomepithel abstammenden Sertolizellen (STARK 1975; BUDRAS und SCHMIDT 1976). Als Quelle für die Makrophagen der Deckzellige der Membrana synovialis der Gelenkkapsel (sog. Typ A Zellen) gibt BRENTANO (1977) Adventitiazellen von Kapillaren der Gelenkkapsel und Mesenchymzellen an, kann aber sog. monozytoide Histiozyten nicht ausschließen. Neben der Herkunft der Heterophagen und ihrer Vorstufen aus dem Endothel sinusoidaler Kapillaren des Rete testis ist ihre Entstehung direkt aus Zellen des retikulären Bindegewebes, der Schaumzellansammlungen (BARROS POHLENZ 1970), sehr wahrscheinlich. Ein Zwischenstadium der Zellreihe der Heterophagenvorstufen, die fetttröpfenarme Schaumzelle, liegt überwiegend frei im Maschenwerk des Bindegewebes, wohin sie als Transformationszelle auswandert und möglicherweise erst durch Teilung aus diesen hervorgehen. Etliche fetttröpfenarme Schaumzellen liegen jedoch nicht als freie Zellen im Bindegewebe, sondern sind mit retikulären Zellelementen über eine Vielzahl von Kontakteinrichtungen verbunden. Während der Ausreifung der Schaumzellen, die unter anderem mit einer Größenzunahme und einer Einlagerung von Fetttropfen in ihr Cytoplasma verbunden ist, gehen die Kontakteinrichtungen verloren. Diese Genese der Heterophagen aus Retikulumzellen durch metaplastische Umwandlung stellt keinen Widerspruch zur Entstehung der Heterophagen aus dem Kapillarendothel dar, sondern fügt sich in das Schema des RES, wonach sowohl Retikulumzellen als auch bestimmte Endothelien, sog. Uferzellen zu phagozytierenden Zellen werden können (BUCHER 1980). Die sinusoidale Ausbildung der Kapillaren dieser Schaumzellansammlungen unterstützt diese Hypothese.

Die großen Ansammlungen der Schaumzellen werden meines Wissens nur von BARROS und POHLENZ (1970) aufgrund lichtmikroskopischer Befunde beschrieben und als Schaumzellansammlungen benannt. Sie weisen darauf hin, daß dieses Vorkommen von Zellen mit schaumiger Struktur eine Besonderheit des Nebenhodens des Pekingerpels ist. Ihnen sind Herkunft und Funktion der Schaumzellen unbekannt. Nach BARROS und POHLENZ (1970) liegen Schaumzellen "gehäuft im Bereich des Übergangs vom Samenkanal (gemeint sind Tubuli seminiferi contorti und Tubuli recti) zum Rete testis und fügen sich im vorderen Teil des Rete testis (intrakapsuläre Retelängszisterne) zu Zellhaufen zusammen. Später werden sie wahrscheinlich in einen Epithelisierungsprozeß einbezogen. Das Epithel des Rete testis umgibt diese Zellhaufen und kapselt sie ab". Die vorliegenden Befunde bestätigen die Topographie der Schaumzellansammlungen, wie sie von BARROS und POHLENZ (1970) angegeben wird. Die Vermutung der genannten Autoren über die Herkunft der Schaumzellen läßt sich durch meine Befunde nicht stützen, ist aber neben der Herkunft der Schaumzellen aus den Kapillarendothelien der Schaumzellansammlungen nicht völlig auszuschließen. BREUCKER (1982) diskutiert die Hypothese der Herkunft der Makrophagen in den Tubuli seminiferi contorti des Höckerschwans aus Sertolizellen. Eine Ablösung von Sertolizellen oder eine eindeutige mitotische Teilung derselben wurden von mir nicht gesehen. Dennoch besitzen zumindest einzelne der Sertolizellen des Pekingerpels Zentriolen, was auf den Erhalt der Teilungsfähigkeit hindeutet (unveröffentlichter Befund). Schaumzellen und Schaumzellheterophagen sind proximal der Tubuli recti nicht zu finden, was gegen ihre Genese aus Sertolizellen spricht.

Die Schaumzellen werden durch Lücken im Deckepithel der Schaumzellansammlungen massenhaft in das Lumen des Rete testis freigesetzt. Diese Situation ist von BARROS und POHLENZ (1970) als ein "Epithelisierungsprozeß" umgekehrt

interpretiert worden, d.h. als ein Überwachsen der primär frei im Rete lumen liegenden Schaumzellen mit Reteepithelsprossen. Diese Deutung ist erklärlich: Das Reteepithel ist über den Schaumzellansammlungen sehr flach, lichtmikroskopisch oft undeutlich. Septen und Trabekel des Rete testis liegen diesen Schaumzellansammlungen eng an und können bei entsprechendem Anschnitt als Epithelsprossen, die eine Aggregation freier Zellen umfassen, fehlgedeutet werden. Die Kapillaren in den Schaumzellansammlungen sind je nach Blutgehalt spaltförmig verengt und so lichtoptisch leicht zu übersehen. Überdies ist die Verwurzelung der Schaumzellansammlungen im Bindegewebe der Hodenkapsel nicht kenntlich, wenn die sich tropfenförmig in das Lumen des Rete testis vorwölbenden Schaumzellansammlungen gleichsam quer getroffen werden (Abb. 1a, 1b und 2a); letztgenannte Abbildung zeigt die als "Epithelisierungsprozeß" fehlgedeutete Situation.

Das Deckepithel der Schaumzellansammlungen unterliegt mit dem Übergang von der Vorbereitungsperiode in die Aktivitätsperiode der Heterophagen gleitenden Veränderungen: In der Vorbereitungsperiode ist es mehrschichtig, die tieferen Zellschichten sind aufgelockert, Zellfortsätze werden von einer diskontinuierlichen Basallamina umgeben. Während die Deckzellige mit Kontakteinrichtungen, wie sie auch im Rete Epithel vorliegen, versehen ist, sind tiefere Lagen nur durch spärliche Haftpunkte miteinander verbunden. Ebenso wie diese schlanken Zellfortsätze in das Bindegewebe der Schaumzellansammlung einstrahlen, liegen kollagene Mikro-fibrillen, Fibrozyten und Schaumzellen, letztere als freie Zellen zwischen den retikulierten Epithelzellen.

In der Aktivitätsperiode der Heterophagen ist das Deckepithel nach der Freisetzung der Schaumzellen aus den Ansammlungen ein- bis zweischichtig. Eine deutliche Basallamina und eine mehr oder weniger dicke Lage kollagener Fibrillenbündel trennen das Epithel von den in der Schaumzellansammlung verbliebenen Schaumzellen.

Die Veränderung des Epithels ist möglicherweise mit der fortfallenden Aufgabe nach erfolgter Durchschleusung großer Mengen reifer Schaumzellen als ein Verschuß zu deuten. So wäre es denkbar, daß die Freisetzung der Schaumzellen auf einen kurzen Zeitraum etwa am Ende der Regressionsperiode beschränkt bleiben soll, was mit einer Prägung der zukünftigen Heterophagen zusammenhängen könnte (siehe S. 62).

Die Aktivitätsperiode der Heterophagen beginnt mit der Freisetzung der Schaumzellen in das Lumen des Rete testis. Diese Zellen beginnen den Detritus untergehender Zellen zu phagozytieren und werden damit zu Schaumzellheterophagen. Die in der Vorbereitungsperiode dominierenden Proliferationsvorgänge in der Kapillarwand der Haargefäße der Schaumzellansammlungen kommen langsam zur Ruhe.

In den Lichtungen des Rete testis und der Ductuli efferentes sind fetttropfenarme, -reiche und -überladene Schaumzellen und Schaumzellheterophagen in großer Zahl zu finden. Die Schaumzellheterophagen sind aufgrund einer hohen Selektivität dem zu phagozytierenden Zellmaterial gegenüber einzuteilen in Schaumzellmakrophagen, die abgestoßene Zellen des Samenepithels und deren Detritus aufnehmen und in Schaumzellspermatophagen, die in aller Regel nur Spermatozoen phagozytieren. Aufgrund des Fetttropfengehalts und des damit verbundenen schaumigen Aussehens prägen BARROS und POHLLENZ (1970) die Bezeichnung Schaumzelle für Zellen, die die Autoren als 30 bis 40 μ große Zellen mit aufgelockertem Kern und deutlichem Nucleolus, einem schwach angefärbten, stark vakuoligen Cytoplasma und hohem Gehalt an Lipiden und Lipofuszingranula beschreiben. Elektronenoptisch lassen sich den fetttropfenreichen Schaumzellen fetttropfenarme und fetttropfenüberladene gleichartige Zellen zuordnen. Diese Einteilung ist zweckmäßig, um die zunehmende Einlagerung von Fetttröpfchen und die damit verbundene Veränderung des Cytoplasmas der Schaumzellen zu berücksichtigen. Während in den betreffenden Zellen anfangs nur wenige kleine

Fetttröpfchen in Gruppen liegen, drängen die sich vergrößern- den Fetttröpfchen das Cytoplasma zwischen den Organellen auf schmale Stege zusammen. Der Stoffwechsel dieser fetttröpf- chenreichen Schaumzellen ist nicht sichtbar beeinträchtigt, insbesondere die Kernzone, ein perinukleärer Bereich sowie die Zellperipherie sind frei von Fetttröpfchen. Mit weiterer Zunahme der Fetttröpfchen an Zahl und Größe bedrängen sich diese gegenseitig und drängen die Zellorganellen aus ihrer physiologischen Lage zueinander. Dieser raumfordernde Pro- zeß macht vor dem Kern nicht halt, so daß baumartig ver- zweigte Kerne keine Seltenheit sind. Daß die Zelle Schaden genommen hat, verdeutlichen autophagische Areale. Zudem ku- gelt sich die Zelle ab, so daß die wertende Bezeichnung "fetttröpfchenüberladen" berechtigt erscheint. Auch wenn nur bei einem Teil der Zellen der Grad der Lipidanreicherung die Bezeichnung Schaumzelle rechtfertigt, wird dennoch die fetttröpfchenarme Zelle so benannt, weil sie mit den übrigen Schaumzellen alle weiteren morphologischen Eigenschaften gemeinsam besitzt. Dies ist insofern bedeutsam, als auch Endothelzellen Fetttröpfchen enthalten können, was für die aus dem Endothelverband ausgewanderte Transformationszelle regelmäßig und in zunehmendem Ausmaß gilt. Diese Zellen un- terscheiden sich deutlich durch Anzeichen eines intensive- ren Stoffwechsels von den offensichtlich weiter ausdifferen- zierten und weniger stoffwechselaktiven fetttröpfchenarmen Schaumzellen. Die Existenz der fetttröpfchenarmen Schaumzelle deutet auf die Entstehung der Schaumzellen auch aus anderen Zellen als nur aus Transformationszellen hin (siehe S. 53), weil die Zwischenstufe "fetttröpfchenarme Schaumzelle" weni- ger Lipidtröpfchen enthält als die vorhergehende und die nachfolgende Zelle in der Zellreihe der Heterophagenvorstu- fen.

Eine unterschiedliche Genese der Fetttröpfchen ist bei der Betrachtung der verschiedenen lipidhaltigen Zellen einzube- ziehen. Bei den Endothelzellen und allen von ihr abstammen- den Zellen ist neben einer De-novo-Synthese der Fettsäuren

an eine Resorption derselben aus dem Blut zu denken. Im Falle der ausdifferenzierten Heterophagen könnte das Fett phagozytiertem Zellmaterial entstammen und endlich Ursache oder Folge einer degenerativen Veränderung des Zellstoffwechsels sein. Weil die Endothelzellen der Schaumzellansammlungen besonders in der Aktivitätsperiode der Heterophagen Fetttropfen enthalten, ist ein Vergleich mit den Endothelien der Vorbereitungsperiode, in der die Endothelzellen vermehrt Zellen bilden, aber Fetttropfen in den Endothelzellen weniger häufig sind, aufschlußreich. Mit der Anreicherung von Fett hat das glatte eR zugenommen, das abschnittsweise dilatiert und mit kleinsten Fetttröpfchen angefüllt ist, was möglicherweise für eine De-novo Synthese des Fettes spricht. Erhebliche Mengen hypolemmaler Vesikel resp. eine deutlich gesteigerte Randvesikulation könnten für eine Herkunft der Lipide aus dem Blut sprechen, wobei von den Endothelzellen sicher auch andere Substanzen durch Pinozytose aus dem Blut aufgenommen werden, zumal die Menge freier Fettsäuren im Blut gering ist.

In Bezug auf die Herkunft der Lipide aus dem phagozytierten Zellgut zeigen die phagozytierenden Schaumzellen, nun mit der Phagozytoseeigenschaft als Schaumzellheterophagen bezeichnet, keine einheitlichen Befunde. Es muß zwischen den Schaumzellmakrophagen und den Schaumzellspermatophagen unterschieden werden. Der Fetttropfengehalt der Schaumzellmakrophagen nimmt mit der Phagozytoseetätigkeit fortlaufend zu. Werden zu Beginn der Aktivitätsperiode noch vorwiegend fetttropfenarme Schaumzellmakrophagen angetroffen, sind diese am Ende der Aktivitätsperiode gegenüber den fetttropfenüberladenen Schaumzellmakrophagen in der Minderzahl. Die Fetttropfen in diesen Zellen stammen zu einem großen Teil aus den phagozytierten Keimzellvorstufen. Ein recht sicheres Zeichen dafür sind kleinste Fetttröpfchen in den Phagolysosomen, in denen Spermatozyten und Spermatiden abgebaut werden. Dies ist durch ein Fehlen der Lipasen in den

sekundären Lysosomen erklärbar (KRSTIĆ 1976). In den Schaumzellspermatophagen nehmen trotz intensiver Spermatophagie Zahl und Größe der Fetttropfen so gut wie nicht zu. Dieser Befund unterstützt die Beobachtung von PHADKE (1976), der in Spermatophagen menschlicher Patienten Fetttropfen nachweist, die wie er betont, unabhängig von aufgenommenen Spermatozoen vorkommen. Beim Menschen werden in verschiedenen Makrophagentypen unterschiedliche Fetttropfenmengen gesehen. So enthalten nach HOLSTEIN (78) drei verschiedene Makrophagentypen im Hoden des Menschen nahezu keine Lipidtropfen, andererseits werden solche in den Spermatophagen des Nebenhodens von Mensch und Affe von ihm gesehen. In den Makrophagen der Tubuli seminiferi contorti des Höckerschwanes sieht BREUCKER (1982) Lipidtropfen.

Die Degeneration der fetttropfenüberladenen Schaumzellen (in den Schaumzellansammlungen) und eines kleinen Teiles der Schaumzellheterophagen (im Rete testis-Lumen) ist eng mit der Fettbeladung verknüpft. Nicht geklärt ist, ob diese Akkumulation der Fetttropfen Ursache oder Folge einer Degeneration ist. Hier ist zwischen den Schaumzellen in den Schaumzellansammlungen und den Schaumzellmakrophagen in den Lumina der samenableitenden Gänge zu unterscheiden. Im Falle der fetttropfenüberladenen Schaumzellen scheint die Lipidakkumulation die Folge einer Degeneration zu sein. Die Riesenfetttropfen entstehen zusammen mit ausgedehnten autophagischen Arealen, auch sind fetttropfenüberladene Schaumzellen ohne Anzeichen einer Degeneration kaum zu finden. In den Schaumzellmakrophagen hingegen ist die Anreicherung von Fetttropfen, wie ausgeführt, eine Folge des Lipidgehaltes des phagozytierten Materials. Die selteneren Anzeichen einer Schaumzellmakrophagendegeneration finden möglicherweise ihre Ursache in der nachträglichen Beeinträchtigung des Zellstoffwechsels infolge der Fetttropfenüberladung. In den Transformationszellen steht die Fettspeicherung kaum im Zusammenhang mit degenerativen Prozessen. Da diese

besonders stoffwechselaktiven Zellen keine Degeneration erkennen lassen, wird eine auf die weitere Entwicklung der Zellen abgestimmte aktive Speicherung der Fetttropfen angenommen. Das unterschiedliche präparative Verhalten der Fette, die im Falle der Transformationszellen regelmäßig erhalten sind und aus dem Schaumzellen mit zunehmender Anreicherung leichter herausgelöst werden, könnte ein Zeichen für eine unterschiedliche chemische Zusammensetzung der Fette sein. Diese Annahme ist jedoch mit großen Unsicherheiten belastet.

Fetttropfen und Lipochrome, wie das Lipofuszin sollten wegen unterschiedlicher Genese voneinander differenziert werden, was mit lichtmikroskopischen Methoden im Falle der Makrophagen der Nebenhodengänge nicht immer geschehen ist. (GLASSY und MOSTOFI 1956; PHADKE 1963).

Elektronenoptisch sind Fetttropfen leicht von den Lipofuszingranula zu unterscheiden. Lipidtropfen sind als nicht membranumhüllte, entweder leere oder nur mäßig osmiophile, homogene Vakuolen stark wechselnder Größe zu erkennen (KRSTIĆ 1976). Dagegen sind die Lipofuszingranula von den (auto- oder heterophagischen) Telolysosomen, Restkörpern der sekundären Lysosomen resp. Phagolysosomen, kaum oder gar nicht zu unterscheiden (KRSTIĆ 1976). Letztere sind bis zu zwei μ groß, pleomorph und membranumhüllt und enthalten osmiophile Lamellen und unregelmäßige Körnchen (KRSTIĆ 1976). Aufgrund des Gehaltes an Lipiden und Lipochromen vermuteten BARROS und POHLENZ (1970) eine Abstammung der Schaumzellen und -heterophagen, deren Phagozytoseeigenschaft ihnen nicht bekannt ist, von den Sertolizellen, die zur Zeit der Ruheperiode des Samenepithels ebenfalls Lipide und Lipochrome enthalten. Ein Literatur-Studium über Sertolizellen, lysosomale Restkörper betreffend, erhöht die Wahrscheinlichkeit, daß es sich bei den lysosomalen Granula und Lipiden ebenfalls um die Reste einer Phagozytose von Keimzellen handelt (BREUCKER 1982). Es kann aber nicht allein aufgrund des gemeinsamen funktionellen Merkmals auf eine Herkunft

der Makrophagen von Sertolizellen geschlossen werden. Die Lipidtropfen können dennoch nicht mit der Phagozytoseeigenschaft korreliert werden. So werden in den Sertolizellen des Schwanes Lipidtropfen sehr selten gesehen, obwohl die Phagozytoseaktivität sehr ausgeprägt ist, während bei vielen Säugern die Sertolizellen Lipidtropfen trotz wesentlich geringerer Phagozytoserate einlagern (Literaturübersicht bei BREUCKER 1982). Lipidtropfen sind somit ebenfalls kein konstantes Merkmal homologer Zellen bei verschiedenen Tierarten. Sie sind noch viel weniger geeignet, als Merkmal für die Abstammung von Zellen zu dienen.

Der Begriff des Schaumzellheterophagen wird von mir gebraucht, um noch nicht phagozytierende Zellen mit einer elektronenoptisch deutlich erkennbaren Lysosomenausstattung und nicht mehr phagozytierende schaumzellartige, deren Phagolysosomeninhalt nicht mehr eindeutig den Spermienvorstufen oder den Spermien zugeordnet werden kann, von den Schaumzellen zu differenzieren. In der Aktivitätsperiode der Schaumzellheterophagen ist es vertretbar, diese Zellen je nach aufgenommenem Material in Schaumzellmakrophagen und in Schaumzellspermatoophagen zu unterteilen. Der Terminus Makrophage wird in der Literatur sowohl als Sammelbegriff für phagozytierende freie Zellen, als auch als Synonym für Spermatoophage gebraucht. Soweit es die Situation beim Menschen betrifft, ist dies kein Widerspruch, da spezialisierte Freßzellen, die nur Spermatozoen inkorporieren, ohne auch andersartige Zellen aufzunehmen und abzubauen, nicht beschrieben werden (HOLSTEIN 1978). Für die Beschreibung der Heterophagen des Pekingerpels ist es zur Vermeidung von Überschneidungen sinnvoll, den Makrophagenbegriff nur für Keimzellvorstufen phagozytierende Zellen zu verwenden und die neue Sammelbezeichnung Heterophagen einzuführen. HOLSTEIN (1978) bezeichnet nur solche Makrophagen als Spermatoophagen, die eine gewisse Größe (bis zu 60 μ im Durchmesser) haben, deren kleine und große "Vakuolen" große Mengen an Spermienresten enthalten und die darüber hinaus

zahlreiche elektronendichte lysosomale Körper besitzen. Ob es sich bei diesen nach funktionellen Gesichtspunkten unterschiedlich benannten Heterophagen des Pekingerpels um zwei verschiedene Zellarten handelt, ist dennoch fraglich. Diese Spezialisierung der Heterophagen im Nebenhoden könnte eine Eigenart saisonal brütender Vögel sein. Beim Höcker-
schwan werden Makrophagen in den Tubuli seminiferi contorti, die bevorzugt Spermatozyten I. aufnehmen, von Spermato-
phagen im Nebenhoden, die Spermatozoen phagozytieren unter-
schieden (BREUCKER 1978). BREUCKER (1978) nimmt gemeinsame Vor-
stufen an. Sie betont 1982, daß Makrophagen ausschließlich
in der Regressionsperiode unreife Keimzellen in den Tu-
buli seminiferi contorti phagozytieren, während sie diese
Einschränkung für die lebhaft heterophagischen Sertolizel-
len nicht vornimmt. Als Sinn dieser Spezifität wird ein ge-
zielter beschleunigter Abbau des Samenepithels angenommen.
Schaumzellspermatophagen sind ganz Überwiegend in der Peri-
ode der wiedererwachenden Spermatogenese anzutreffen, wäh-
rend Schaumzellmakrophagen auch in der Ruheperiode des Sa-
menepithels in den Nebenhodenganglumina zu finden sind.
Dieses hat eine Ursache sicherlich im Samenepithel, das den
Heterophagen das unterschiedliche Phagozytosesubstrat zeit-
lich abgestuft anbietet. Spermatozoen fehlen in der Ruhe-
periode des Samenepithels, während eine mäßige Anzahl von
Keimzellvorstufen in den Nebenhodenganglumina liegt. Die
Zahl dieser abgestoßenen Keimzellen erhöht sich in der Mul-
tiplikationsperiode des Samenepithels. Eine Ursache mag die
erneute Rekanalisierung der Tubuli seminiferi contorti
sein. Die gesehene Spezialisierung der Schaumzellheteropha-
gen vor Ort nach Freisetzung aus den Schaumzellansammlungen
auf bestimmte Zellen wäre dann nicht durch eine unter-
schiedliche Genese der Heterophagen bedingt. Hier kann eine
Prägung zu möglicherweise unterschiedlichen Zeiten durch
einen Erstkontakt mit differentem Zellmaterial in der Rete-
längszisterne eine Ursache sein.

Eine Prägung der Schaumzellheterophagen auf Spermatozoen ist möglicherweise auch die Folge einer zu späten, nachträglichen Freisetzung aus den Schaumzellansammlungen und im saisonalen Zyklus nicht erwünscht. Dagegen spricht allerdings die hohe Spezialisierung dieser Zellen. Wahrscheinlicher ist analog zu den Verhältnissen beim Höckerschwan, daß die Schaumzellspermatophagen im Zuge der Auf- und Abbauvorgänge der saisonalen Spermatogenese eine physiologische Aufgabe wahrnehmen, wie sie einleitend diskutiert wird (siehe S. 50).

Neben den Möglichkeiten unterschiedlicher Herkunft und unterschiedlicher Prägung ist es nicht auszuschließen, daß zumindest ein Teil der Schaumzellspermatophagen vorher in der Ruheperiode des Sameneithels Keimzellvorstufen, insbesondere deren Detritus phagozytierte. Unbestimmbare Reste vorangegangener Heterophagie in Form unscheinbarer sekundärer Lysosomen sind in Schaumzellspermatophagen mitunter zu finden. So könnte die Spermatophagie Ausdruck eines bestimmten Funktionsstadiums sein, wofür etwa die Häufung von größeren primären Lysosomen, wie beschrieben, ein Zeichen sein könnte. Es ist ohnehin kaum möglich, die von der Funktion abhängigen und die unabhängigen Merkmale immer zu differenzieren. So überwiegen bei Schaumzellmakrophagen und Schaumzellspermatophagen die Gemeinsamkeiten, weshalb ich die gemeinsame Herkunft beider Zellen von der Schaumzelle favorisiere.

Die Zytomorphologie der Schaumzellspermatophagen weist Strukturmerkmale auf, die unabhängig vom Ausmaß der Phagozytose weitgehend konstant bleiben und läßt variable Funktionsmerkmale erkennen, die sich streng abhängig vom Funktionszustand des Spermatophagen und seiner heterophagischen Aktivität verändern und nicht selten das Gesamtbild des Schaumzellspermatophagen prägen.

Zu den konstanten Strukturen zählt der Kern. Regelmäßig ovoid geformt, von gleichbleibender Größe, deuten Kerninvaginationen und ein deutlich überwiegendes Euchromatin auf

eine hohe Stoffwechselintensität hin, wofür auch der regelmäßig an eine Invagination angelagerte Nucleolus spricht. Diese Einstülpungen des Cytoplasmas in den Kern enthalten neben vielen Polysomen auch Mikrofilamente und Mikrotubuli. Konstant vorhanden sind auch die in kleinen Gruppen auftretenden länglichen Mitochondrien mit einem dichten Cristae-besatz, die in enger nachbarlicher Beziehung zum Golgiapparat angesiedelt sind. Ebenso stets anzutreffen sind die recht unauffälligen kurzen Tubulusabschnitte des granulären ER's. Schließlich sind die Überwiegend peripher liegenden Gruppen von Fetttropfen unabhängig von der Spermatophagie regelmäßig anzutreffen.

Zu den funktionsabhängigen Eigenschaften der Schaumzell-spermatophagen zählen Größe und Form des Zelleibes. Es kommt mit zunehmender Inkorporation von Spermatozoen allmählich zu einer Volumenzunahme und Abkugelung der Spermi-enfreßzellen. Insbesondere die Zelloberfläche mit ihrer wechselnden Zahl von Zellfortsätzen ist Ausdruck des Funktionszustands der Zellen. Dieses gilt ebenso für die an Inkorporation und Digestion beteiligten Organellen. Hierzu werden das Phagosom, die primären Lysosomen und die Phagolysosomen gerechnet. Auch eine Unzahl von Vesikeln und kleinsten Granula sowie das mit der Plastizität des hypolemmalen Zytoplasmasaums unmittelbar zusammenhängende Geflecht der Mikrofibrillen, das Zytoskelett, unterliegt funktionellen Schwankungen.

Primäre Lysosomen sind in den Schaumzellheterophagen sehr unterschiedlich groß. Neben kleinen, etwa 20 bis 40 Nanometer messenden mäßig elektronendichten Vesikeln mit feingranulärem Inhalt kommen diese Lysosomen in den noch nicht phagozytierenden Schaumzellheterophagen gehäuft in einer Größe von 0,5 bis 2 μ vor und werden von mir als Speicherform gedeutet. Insbesondere die mitunter erkennbare Verbindung mit einem Golgi-Sacculus gilt mir dabei als Nachweis für die Gleichartigkeit mit den kleinen Vesikeln, deren Abstammung vom Golgiapparat oft gesehen wird.

Weil diese großen primären Lysosomen fingerabdruckartige Lamellen enthalten, steht meine Deutung im Widerspruch zu DE DUVE (1974), der derartige Organellen bereits als sekundäre Lysosomen ansieht. Fingerabdruckartige Lamellenmuster finden sich in den mikropinozytotischen Phagosomen (KRSTIĆ 1976). Die große Anzahl derartiger Lysosomen der Schaumzellheterophagen könnte andererseits mit der hohen Pinozytoseaktivität der Heterophagen-Vorstufen erklärt werden. Mit fortschreitender heterophagischer Tätigkeit vermindert sich die Zahl dieser Organellen. In ihrem weiteren Schicksal unterscheiden sich diese "lysosomalen Speicher" deutlich von den sekundären Lysosomen, die zu osmiophilen Phagolysosomen kondensieren (DE DUVE 1974). Das feingranuläre Material tritt aus diesen Organellen aus. Dazu wird es, wie mitunter gesehen, in Form kleinster Vesiculae von der Hülle der fraglichen Organellen abgeschnürt. Die Lamellen werden demaskiert oder entstehen in der Folge. Zurück bleiben geordnete zwiebelschalenartige Myelinfiguren aus mäßig elektronendichten feinsten, aber mitunter auch in der Dicke etwas unregelmäßigen Membranen. Dieser Vorgang wird als eine Degranulation, Entleerung der Speicherform, von mir gedeutet.

Mit fortgesetzter spermatophagischer Tätigkeit können durch die Ansammlung der funktionsabhängigen Organellen die konstanten Strukturen im Zelleib der Spermatophagen, hier sind die klassischen Zellorganellen zu nennen, in ihrer Lage im Cytoplasma beeinflußt werden. In den Spermatophagen, so die Literatur, nehmen die funktionellen, inkonstanten Merkmale den größten Raum ein (PHADKE 1976; HOLSTEIN 1978; BREUCKER 1982). Der Vorgang der Spermatophagie ist aufgrund des geringen Volumens eines einzelnen Spermiums nicht umwälzender Natur. Die Uniformität der Spermatozoen, verbunden mit den typischen Baueigentümlichkeiten ihrer einzelnen Abschnitte, bedingt einen reproduzierten, bei der zeitlich versetzten Aufnahme mehrerer Spermatozoen kanonartigen Desintegrationsablauf,

aus dessen beobachteten Einzelstadien der nachfolgend beschriebene Gesamtvorgang rekonstruiert wird.

Auch HOLSTEIN (78) vermutet, daß die Spermatophagie immer nach dem selben Muster abläuft, weil nach seinen Untersuchungen die Spermatophagen den Kopf zuerst aufnehmen und zunächst die Schwanzstrukturen verschonen. Der weitere Vorgang der Inkorporation der Spermatozoen wird in der Literatur meines Wissens nicht beschrieben. Weil der Kopf zuerst aufgenommen wird, was meine vorliegende Untersuchung bestätigt, vermutet HOLSTEIN (1978), daß nur der Spermienkopf auf seiner Oberfläche Substanzen enthält, die mit Rezeptoren auf der Spermatophagenoberfläche reagieren können. Für den Schaumzellspermatophagen des Pekingerpels liegen Anzeichen für eine Konzentration dieser postulierten Rezeptoren auf ein umschriebenes Areal der Zelloberfläche vor. Dieses Areal, verbunden mit dem hypolemmalen Zytoplasmasaum mit enthaltenem Zytoskelettanteil, habe ich initiale Aufnahmezone genannt, weil hier auf engstem Raum bis zu 20 Spermienskopfanschnitte, größtenteils unterschiedlicher Spermieneinzelindividuen, gezählt werden. Bei den Makrophagen im Tubulussystem des Höckerschwans sieht BREUCKER (1982) Erstkontakt-einrichtungen, die korrespondierenden Kontakten an der zu phagozytierenden Zelle kongruent sind. Derartiges wird an den Schaumzellheterophagen nicht gesehen. Bei der Inkorporation der Spermatozoen in den Schaumzellspermatophagen geht meine Modellvorstellung von einer Aufnahme intakter, ganzer Spermien aus, weil unbeschädigte Anschnitte des Spermienschwanzes in den Phagosomen liegen. Es stellt sich hier das Problem, die energetisch möglichst günstige Aufnahme eines etwa $0,3 \mu$ dünnen zumindest biegsamen, wenn nicht elastischen stabförmigen Gebildes von etwa 100μ Länge in einen sphärischen Körper von 15μ Durchmesser mit den Befunden in Einklang zu bringen. Da Spermienbruchstücke im Sinne eines diskontinuierlichen Richtungsverlaufes nicht gesehen werden, muß das Spermium aufgerollt werden. Diese

Deutung wird durch die Befunde an Tangential- und Transversalschnitten gestützt und kann durch das erstellte Modell (Abb. 19 und 20) veranschaulicht werden. Das Aufrollen ist ein energieverbrauchender Vorgang, eine Leistung des Spermatophagen, bei dem mit kleiner werdendem Radius der Spermienwindung die Strukturelemente des Spermiums den Aufrollkräften einen steigenden, wenn auch absolut kleinen Widerstand entgegenzusetzen. Auch aus Gründen der Entropie, die besagt, daß für den energetisch günstigeren Zustand die höhere Wahrscheinlichkeit besteht, ist es anzunehmen, daß das Spermium vom Spermatophagen dicht unter der Zelloberfläche in möglichst wenigen, großen Windungen eingelagert wird, um mit geringstem Verformungs- und intrazellulärem Transportaufwand den geforderten Zweck, die Inkorporation zu erreichen. Diese Modellvorstellung wird durch die Befunde bestätigt. Ein etwa 100 μ langes Spermium liegt demzufolge mit größter Wahrscheinlichkeit in einem 15 μ Durchmesser großen Schaumzellspermatophagen in etwa zwei Windungen dicht unter der Zellmembran (Umfang einer Kugel mit 15 μ Durchmesser: 47,1 μ). Dies bedeutet, daß ein inkorporiertes Spermium auf dem Zellanschnitt des Schaumzellspermatophagen etwa vier bis fünf mal getroffen ist und die aufeinander folgenden Abschnitte Kopf - Halsstück - Mittelstück - Schwanzhauptstück und das Schwanzendstück an entgegengesetzten Polen des sphärischen Spermatophagen angeschnitten sein können. Ohne diese Überlegungen würden die verschiedenen Spermienanschnitte fälschlich unterschiedlichen Spermienindividuen zugerechnet werden und die Phagozytoseleistung eines Schaumzellspermatophagen um ein Mehrfaches überschätzt werden. Bei Spermatophagen, die mehrere Spermatozoen aufgenommen haben, ist ohne diese Kenntnis die Rekonstruktion des Aufnahmevorgangs erschwert. Offensichtlich ist es für den Spermatophagen erst jenseits der Kopf-Hals Verbindung möglich, das Spermium in geringem Maße zu biegen. In dieser Situation des Spermiums zur phagozytierenden Zelle werden von PHADKE (1976) im Vitalpräparat

hin- und herschlagende Spermienschwänze gesehen. Dieses Beispiel verdeutlicht den Aufwand, den der Spermatophage aufbringen muß, um motile Spermatozoen zu inkorporieren. Eine Beweglichkeit der Spermatozoen ist in den proximalen Abschnitten der Nebenhodengänge nicht gegeben (Literaturübersicht bei HOLSTEIN 1969). Das Beispiel läßt zudem erkennen, daß die Angabe der Topographie der Spermatophagen für den Vorgang der Spermatophagie selbst von Bedeutung ist. Die vorliegenden Befunde beschränken sich auf das Rete testis und die Ductuli efferentes, wo die Spermien noch unbeweglich sind. Die tangentielle Anlagerung des Spermienmittelstückes wird nach einer starken Beugung des Spermiums in der Kopf-Halsverbindung möglich. Schlanke Zelllippen fixieren diesen Abschnitt, eine morphologisch erkennbare Kontaktzone wird bei der Aufnahme des Mittelstücks und der nachfolgenden Abschnitte nicht ausgebildet. Die Lippen der sich formenden trogartigen Rinne überdachen das Mittelstück vielmehr locker, so daß ein unregelmäßiger Zwischenraum verbleibt. Der Verschluß dieser Rinne wird noch nicht in allen Phasen verstanden. Am jeweiligen Übergang der Inagination in die Rinne werden unter dem Plasmalemm tangentielle Bündel von Mikrofilamenten deutlich, die einen tabaksbeutelähnlichen Verschluß bewirken könnten, indem sie die Lippen der Rinne über dem Spermium zusammenziehen. An den freien Rändern der Lippen sind Kontakteinrichtungen erkennbar, die für einen in Richtung auf den Spermienschwanz voranschreitenden Verschluß der entstehenden Röhre sorgen. Sie gehen möglicherweise wieder auf, wenn nach einer weiteren Windung des Spermiums entsprechend weiter kaudal gelegene Abschnitte des Spermiums parallel über der vorherigen Windung zu liegen kommen; und vereinen so die unterschiedlichen Spermienabschnitte der verschiedenen Windungen in einem ringförmigen Phagosom. Dieses Ringphagosom ist trotz der Länge des darin enthaltenen Spermiums nicht länger als der Umfang des Spermatophagen. Die Anzeichen für eine ringförmige Ausbildung des Phagosoms werden nur in einem Teil

der Schaumzellspermatophagen gesehen. In diesen Fällen liegen in einem Phagosom neben einem Kopfanschnitt auch einige Schwanzanschnitte, die parallel zueinander ausgerichtet sind. Anzahl und Art der jeweils in einem Phagosom zusammenliegenden Spermienbauabschnitte lassen Rückschlüsse auf die Länge der Spermienwindung zu.

Der Inkorporationsmechanismus der Schaumzellspermatophagen des Pekingerpels unterscheidet sich nach Übereinstimmung in der Initialphase in der Folge deutlich vom entsprechenden Vorgang in menschlichen Spermatophagen. Wenn auch HOLSTEIN (1969) den Ablauf nicht beschreibt, sieht er doch abnorm gebogene Spermienteile in großen sphärischen Phagosomen humaner Makrophagen. Beim Pekingerpel ist das Phagosom so schlank und so lang wie das Spermium selbst, wenn es sich nicht um ein Ringphagosom handelt. Die Spermatophagen des Menschen phagozytieren offensichtlich auch den Detritus anderer Zellen, wodurch eine Rekonstruktion des Abbaus in diesen Fällen sehr erschwert wird.

Die Aussagen zum Abbau der Spermatozoen basieren auf Interpretationen von Momentaufnahmen, ihre Rekonstruktion ist kaum mit letzter Sicherheit möglich. Im Querschnitt eines Schaumzellspermatophagen liegen die Anschnitte verschiedener Abschnitte eines Spermiums mitunter weit auseinander. Die Zuordnung zu einem Spermienindividuum ist in den meisten Fällen erschwert, wenn es sich nicht um Ringphagosomen handelt, bei denen ebenso wie in menschlichen Spermatophagen die zusammenliegenden Spermienanschnitte direkt verglichen werden können. Die vorliegenden Befunde bestätigen die Aussagen von HOLSTEIN (1969) zum Abbau der Spermatozoen durch Spermatophagen im Hoden des Menschen. Wesentlicher Kern der Aussage ist die Tatsache, daß die Spermatozoen zerfallen und aufgelöst werden. Die Produkte des Spermatozoenabbaus sind also keine imponierenden lipofuszinartigen osmiophilen Riesenphagolysosomen, wie der so stark osmiophile Kopf der Spermien suggerieren könnte. Wenn der wohl langwierigste

Prozeß, die Auflösung der Ringfaserscheide erfolgt ist, bleiben nur sehr unauffällige, unregelmäßige Myelinkörper zurück. Das von HOLSTEIN (1969) beschriebene kantige, lamelläre Material entspricht wahrscheinlich den Resten des Akrosoms. Nach meinen Beobachtungen entsteht im Längsschnitt durch diese unregelmäßigen lamellären Reste der Eindruck einer Spitztütenform. Eine Kondensation dieser lange überdauernden Lamellen zum Telolysosom wird nicht gesehen. Querschnitte der Spermatozoenreste messen im Anschnitt etwa $0,5 \mu$. Eine Exozytose der ringkanalartigen Restkörper dürfte im Gegensatz zur Ausscheidung sphärischer Phagolysosomen kaum möglich sein, wenn diese Restkörper nicht ihrerseits zerfallen.

Es überrascht die Übereinstimmung der Befunde zur Desintegration der Spermatozoen in Spermatophagen des Pekingerpels und des Menschen. Vermutlich handelt es sich hier um ein allgemeingültiges Abbauprinzip, das seine Gemeinsamkeiten zum einen in der Spermatozoenmorphologie und zum anderen in der Wirkung der sauren Hydrolasen der Lysosomen begründet. BALL und MITCHINSON (1977) fanden heraus, daß der Abbau von Spermatozoen, die von Peritonäalmakrophagen phagozytiert wurden, *in vitro* etwa fünf Tage dauert.

In den Schaumzellmakrophagen kommt es durch das große Volumen der inkorporierten Keimzellvorstufen zu größeren Verschiebungen der Zellbestandteile, was insbesondere für die repetitive Phagozytose gilt. Auf diese Vorgänge wird von mir nicht eingegangen. Auch von BREUCKER (1982) werden für die Makrophagen im Hoden des Höckerschwans die Anlagerung und die Aufnahme des Phagozytosegutes ausführlich, vom Digestionsprozeß nur der Folgezustand beschrieben.

Für den Verbleib der Schaumzellheterophagen werden zwei Möglichkeiten in Betracht gezogen, die Auswanderung in das Bindegewebe des Rete testis und die Ausscheidung mit dem Ejakulat. Im Bindegewebe des Rete testis werden Schaumzellspermatophagen mit inkorporierten Spermatozoen gesehen. Die Rückwanderung durch das Rete Epithel scheint besonders im

Bereich des abgeflachten, modifizierten Epithels möglich zu sein. Das darunterliegende aufgelockerte Bindegewebe könnte eine ehemalige Schaumzellansammlung sein. Diese Areale des Retebindegewebes sind gefäßfrei und enthalten keine Schaumzellen. Restkörper sekundärer Lysosomen sind in allen fraglichen fetttröpfchenhaltigen Zellen deutlich.

Die Ausscheidung mit dem Ejakulat erscheint anteilmäßig bedeutender zu sein, jedoch ist die Zahl der Schaumzellheterophagen Ausdruck fließender Veränderungen und stellt die Momentaufnahme eines Fließgleichgewichtes dar.

In der Ruheperiode des Heterophagensystems sind nur wenige Schaumzellheterophagen in den Lumina der samenableitenden Gänge anzutreffen. In dieser Periode werden in den schaumigen Zellen der Lumina des Rete testis und der Ductuli effe-rentes lysosomenständige saure Hydrolasen histochemisch nachgewiesen (GOSSRAU und TETZLAFF 1982), deshalb ist es be-rechtigt, diese ruhenden Zellen ebenfalls den Schaumzell-heterophagen zuzuordnen. (Histochemische Untersuchungen der Heterophagen anderer Jahreszeiten stehen noch aus.)

Auch elektronenoptisch gelingt eine Differenzierung dieser Schaumzellheterophagen in Schaumzellmakrophagen und Schaum-zellspermatophagen nicht, weil die Restkörper der Phagosomen nicht erkennen lassen, ob in der zurückliegenden Akti-vitätsperiode Spermatozoen oder Keimzellvorstufen phagozy-tiert und abgebaut worden sind. Auch die Möglichkeit, daß manche Lysosomen autophagischer Natur sind, ist nicht aus-zuschließen. Anzeichen eines Zerfalls sind an den intraluminalen fetttröpfchenüberladenen Zellen zumindest nicht deut-lich erkennbar. Obwohl Spermatozoen in großer Zahl beson-ders in den distalen Nebenhodengängen vorkommen, ist die Spermatophagie in dieser Periode sehr selten. Dieses im Ver-gleich zur Aktivitätsperiode der Heterophagen umgekehrte Verhältnis von Spermatozoenzahl zur Spermatophagenzahl läßt auf eine biologische Bedeutung der Schaumzellheterophagen schließen, die mit der saisonalen Regression und der wie-dererwachenden Multiplikation der Zellen des Samene-pithels

zusammenhängt. Die Spermatophagie ruht in der Blüte der Spermatogenese weitgehend. Die Beseitigung mißgebildeter Spermien scheint beim saisonalen Brüter Pekingerpel nicht die Hauptaufgabe des Schaumzellheterophagen-Zellsystems (im ganzen gesehen) zu sein. Die Phagozytose abgelöster Zellen des Sameneithels, die zur Zeit der Regression und danach in den Nebenhoden abgeschwemmt werden, erscheint im Rahmen der zyklischen Auf- und Abbauvorgänge des Sameneithels bedeutender (BREUCKER 1982). Die Aufgabe der Schaumzellspermatophagen beschränkt sich auf die Beseitigung von Spermien zu Beginn der Spermatogenese. Hier ist zu erwägen, ob damit eine verfrühte Befruchtungsfähigkeit des Pekingerpels mit Spermatozoen, die persistierenden Keimzellvorstufen entstammen (siehe S. 50), verhindert werden soll.

VII. Zusammenfassung

Schaumzellspermatophagen im Nebenhoden des Pekingerpels (*Anas platyrhynchos* L.)

Das Schaumzellheterophagen-Zellsystem wurde an vasoligierten und nicht experimentell beeinflussten Pekingerpeln untersucht. Unterschiede zwischen beiden Erpelgruppen waren unwesentlich. Die Befunde decken einen Untersuchungszeitraum von drei verschiedenen Jahreszeiten ab. Die Schaumzellheterophagen unterliegen einem jahreszeitlichen Cyclus:

In der Vorbereitungsperiode (etwa Okt. bis Nov.) entwickeln sich Schaumzellen aus dem Endothelzellverband der Kapillaren und aus Retikulumzellen. Sie bilden im Retebindegewebe Schaumzellansammlungen. Die Schaumzellen sind Vorläufer der Schaumzellheterophagen.

In der Aktivitätsperiode (etwa Nov. bis Feb.) werden Schaumzellen aus den Schaumzellansammlungen durch ein Reteepithel, das zum Deckepithel der Schaumzellansammlung modifiziert ist, in das Lumen des Rete testis freigesetzt. Dort werden die Zellen mit beginnender Phagozytoseaktivität als Schaumzellheterophagen angesprochen. Diese Zellen werden von mir in Schaumzellmakrophagen und Schaumzellspermatophagen eingeteilt. Schaumzellmakrophagen nehmen losgelöste Zellen des Samenepithels, Keimzellvorstufen, und anderen Zelldetritus auf. Schaumzellspermatophagen phagozytieren Spermatozoen.

In der Ruheperiode (etwa März bis Sept.) sind nur wenige, nicht näher differenzierte Schaumzellheterophagen, die zudem inaktiv sind, in den Nebenhodenganglumina zu finden.

Der Inkorporationsmodus der Schaumzellspermatophagen des Pekingerpels stellt eine Besonderheit gegenüber den beschriebenen Spermatophagen anderer Tierarten dar. Nach Aufnahme des Spermienkopfes in die primäre Aufnahmezone

umgeben Auffaltungen des Plasmalemmes die weiteren Abschnitte des Spermiums. Diese Auffaltungen vereinen sich zu einer Röhre, in der schließlich das ganze Spermium in mehreren Windungen dicht unter der Zelloberfläche liegt. In vielen Fällen ist das Phagosom so schlank und so lang wie das Spermium. Einige Spermatophagen enthalten Spermien in sog. Ringphagosomen, die die Gestalt eines Ringkanales haben und in denen die verschiedenen Windungen des Spermiums parallel beieinanderliegen. In allen Fällen wird ein Spermium in einer Schnittebene wiederholt angeschnitten.

Angaben der Literatur zur Desintegration der Spermatozoen werden bestätigt. Spermien werden nahezu restlos abgebaut, lange erhalten bleibende deutlichste Überbleibsel sind Myelinfiguren des ehemaligen Akrosoms.

Die Rolle der Schaumzellheterophagen im Involutionsgeschehen des Samenepithels, die Herkunft der Schaumzellheterophagen aus dem RES, die Natur resp. die Genese der Lipide der Schaumzellen sowie Aspekte der Differenzierung zwischen Schaumzellmakrophagen und Schaumzellheterophagen werden diskutiert.

Summary

Foam Cell Spermatophages in the Epididymis of Pekin Mallards (*Anas platyrhynchos* L.)

The system of foam cells and foam cell heterophages was investigated in vasoligated and non-vasoligated male Pekin ducks. No remarkable differences between the treated and untreated ducks were noted. The findings cover an investigation period of three different seasons. The development of foam cell heterophages depends on a seasonal cycle:

In the preparatory period (approx. Oct. to Nov.), foam cells arise from the endothelial cell association of capillaries and from reticular cells. They accumulate in the connective tissue of the rete testis and represent precursors of foam cell heterophages.

In the activity period (approx. Nov. to Feb.), the rete epithelium, which has become a surface epithelium of the foam cell accumulations, releases the foam cells into the lumen of the rete testis. Here, the released cells take up phagocytic activity and hence, I consider them foam cell heterophages. I classify these cells into foam cell macrophages and foam cell spermatophages. The foam cell macrophages phagocytise shedded cells of the germinal epithelium, germ cell precursors, and other cell detritus. The foam cell spermatophages phagocytise almost exclusively spermatozoa.

In the resting period (approx. March to Sept.) only a few inactive foam cell heterophages, not differentiated in detail, are observed in the lumina of the epididymal ducts. The mode of incorporation of the foam cell spermatophages in the male Pekin duck represent a particularity. As soon as the head of the spermatozoon has been engulfed by the primary uptake zone of the foam cell spermatophage,

the plasmalemma unfolds to surround the further portions of the spermatozoon. The folds of the plasmalemma join to form a tube in which the whole spermatozoon is gradually incorporated until it lies immediately below the cell surface. In many cases, the phagosome is as slender and long as the spermatozoon. Some spermatophages contain spermatozoa winding parallel in phagosomes formed like a ringchannel and thus called ringphagosomes. Due to its winding course, one spermatozoon may repeatedly be cut in one section.

Literary statements on the desintegration of spermatozoa are confirmed. Spermatozoa are nearly totally desintegrated. Most distinct remainders are myelin forms of the former acrosome.

The role the foam cell heterophages play in the involution process of the germinal epithelium, the origin of these cells from the RES, the nature and the genesis respectively of lipids in foam cells, and aspects of the differentiation between foam cell macrophages and foam cell spermatophages are discussed.

VIII. Abbildungen

Lichtmikroskopische Abbildungen

Schaumzellansammlungen in der intrakapsulären Retelängszisterne im November	1
Schaumzellansammlungen in der intrakapsulären Retelängszisterne im Februar	2

Elektronenmikroskopische Abbildungen

Schaumzellansammlungen im November, Kapillaren als Quellen der Schaumzellvorstufen	3
Schaumzellansammlungen im Februar, Kapillaren als Quellen der Schaumzellvorstufen	4 - 6
Schaumzellansammlungen im November, Schaumzellen im retikulären Bindegewebe	7
Das Deckepithel der Schaumzellansammlungen im November	8
im Februar	9
Freisetzung der Schaumzellen aus den Schaumzellansammlungen	10
Schaumzellmakrophage im Lumen des Rete testis	11
Funktionsstadien von Schaumzellmakrophagen	12
Die Inkorporation von Spermien durch Schaumzellspermatophagen	13
Die Inkorporation und Desintegration von Spermien durch Schaumzellspermatophagen	14 + 15
Die Organellen der Phagozytose	16
Spermienreste in Schaumzellspermatophagen	17
Der Verbleib der Schaumzellheterophagen	18

Makroskopische Abbildungen; Zeichnungen

Tonmodell des Schaumzellspermatophagen	19
Transversalsegmente des Spermatophagenmodells	20
Zeichnung der Inkorporation eines Spermiums in einen Schaumzellspermatophagen	21

Schaumzellansammlungen in der intrakapsulären Retelängs-
zisterne im November

Abb. 1a: Bindegewebige Verankerung einer Schaumzellansamm-
lung wird von Pfeilköpfen hervorgehoben. In den
Bindegewebssträngen sind Kapillaren enthalten.
(ca. 420 x)

REp Reteepithel

DEp Deckepithel

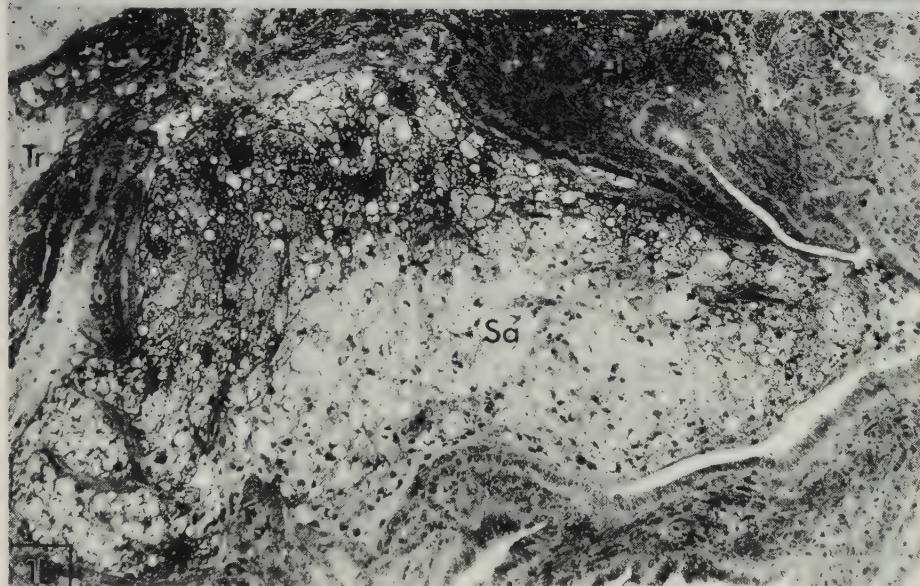
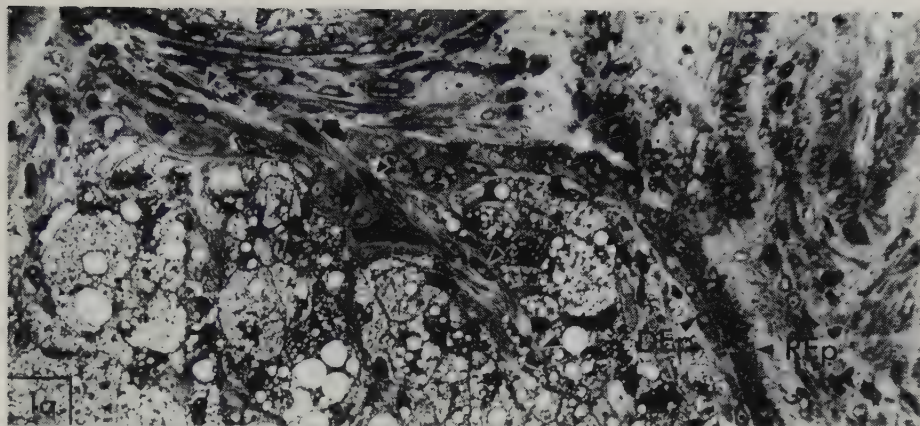
Abb. 1b: Übersicht über eine Schaumzellansammlung (Sa) in
der intrakapsulären Retelängszisterne (ca. 140 x)
Tr Tubulus rectus Hk Hodenkapsel

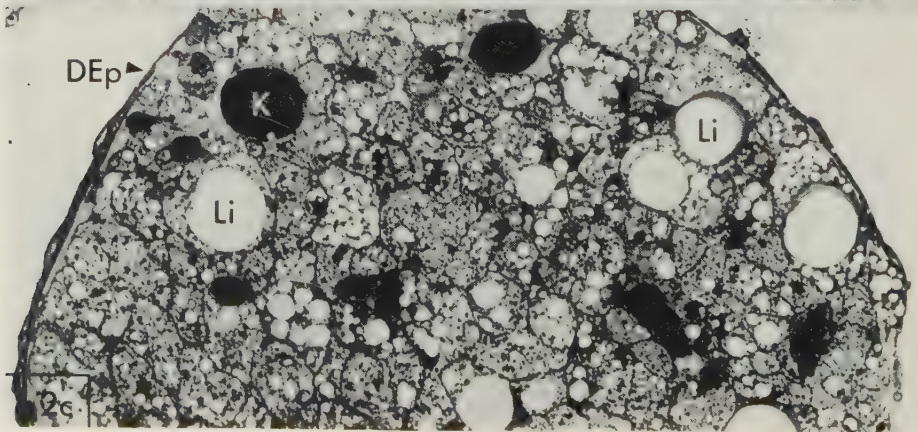
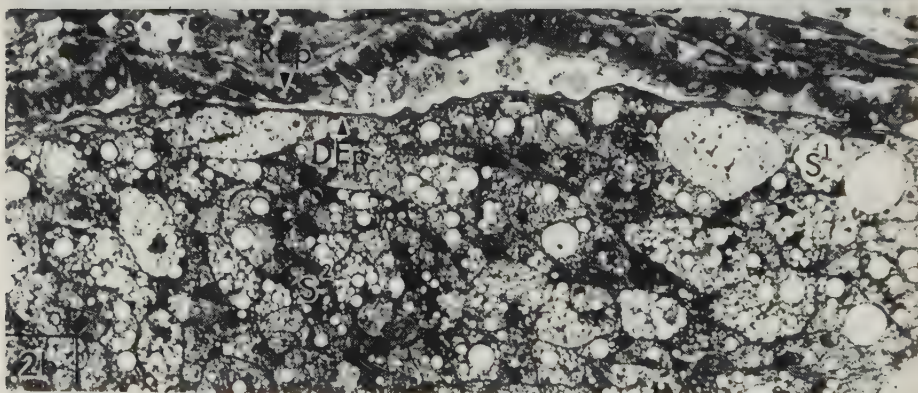
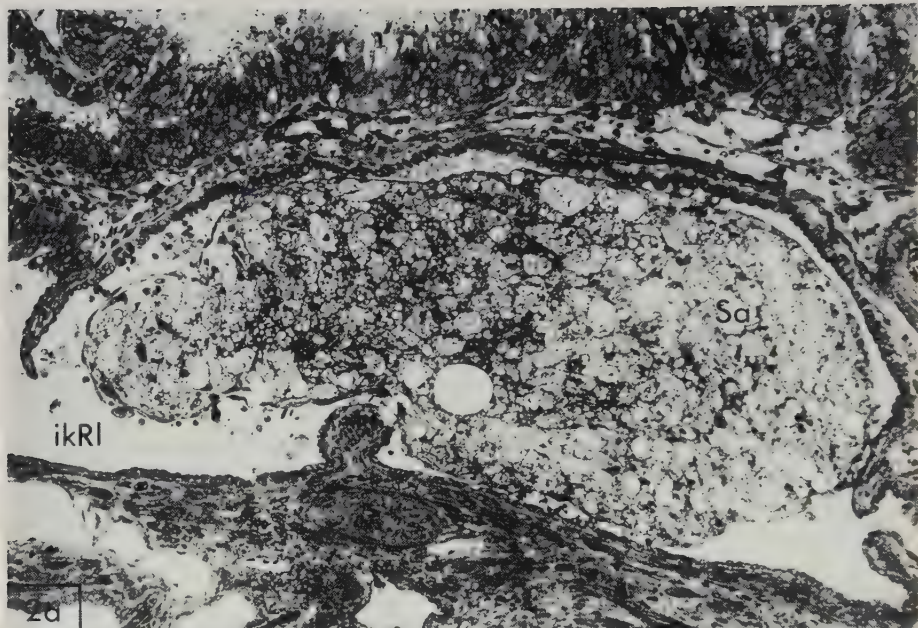
Abb. 1c: Ausschnitt aus 1b. Pfeilköpfe weisen auf das
durchlässige mehrschichtige Deckepithel.
(ca. 350 x)

REp Reteepithel

DEp Deckepithel

ikRl intrakapsuläre Retelängszisterne





Schaumzellansammlungen in der intrakapsulären Retelängs-
zisterne im Februar

Abb. 2a: Schaumzellansammlung (Sa) in der intrakapsulären
Retelängszisterne (ikRl). (ca. 150 x)

Abb. 2b: Ausschnitt aus 2a. Perikapilläre fetttröpfen-
arme Schaumzellen (S^1) und periphere fetttröpfen-
reiche Schaumzellen (S^2) in der Schaumzellansamm-
lung (ca. 360 x)

REp Reteepithel

DEp Deckepithel

Abb. 2c: Sinusoidartige Kapillaren liegen zwischen den
Schaumzellen. (ca. 490 x)

K Kapillaren

DEp Deckepithel

Li Riesenfetttröpfen

Schaumzellansammlungen im November, Kapillaren als Quelle
der Schaumzellvorstufen

Abb. 3a: Kapillare und begleitende Fibroblasten, Fibrozyten
und Transformationszellen (T) (2000 x)
Die perivaskulären Zellen sind gegen die Schaum-
zellen (S) durch kollagene Fibrillenbündel gut
abgegrenzt.
E Endothel

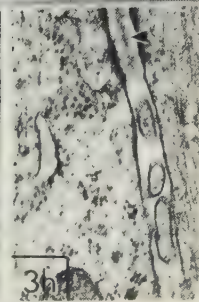
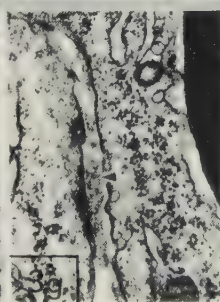
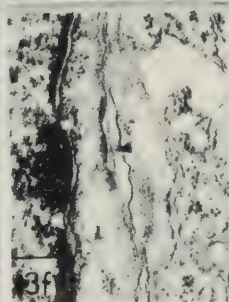
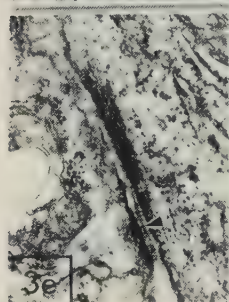
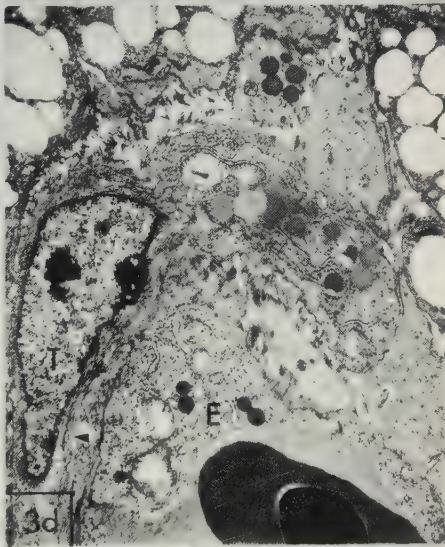
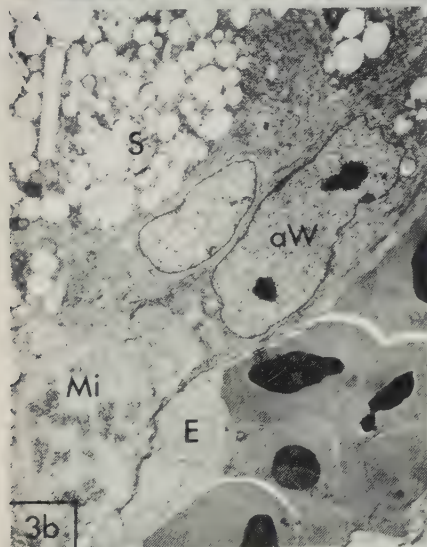
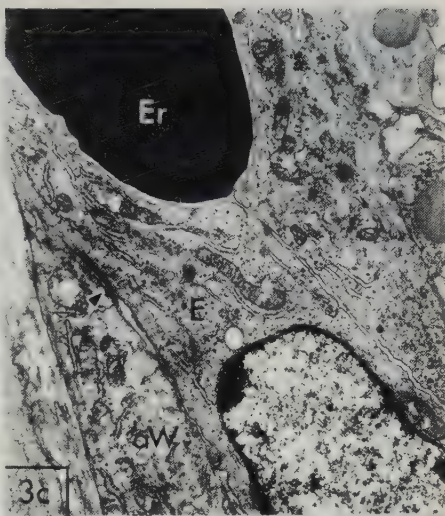
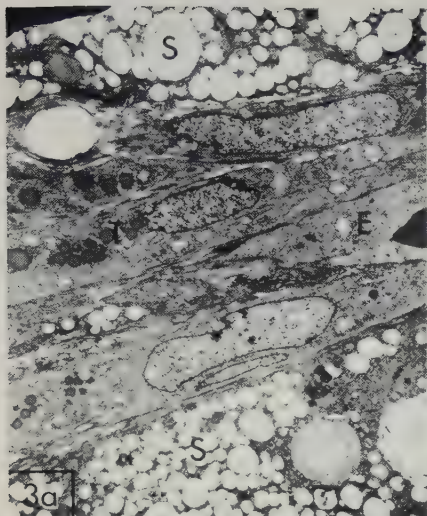
Abb. 3b: Kapillarendothel (E) mit Mitose (Mi) einer Wand-
zelle (3000 x)
aW auswandernde Wandzelle

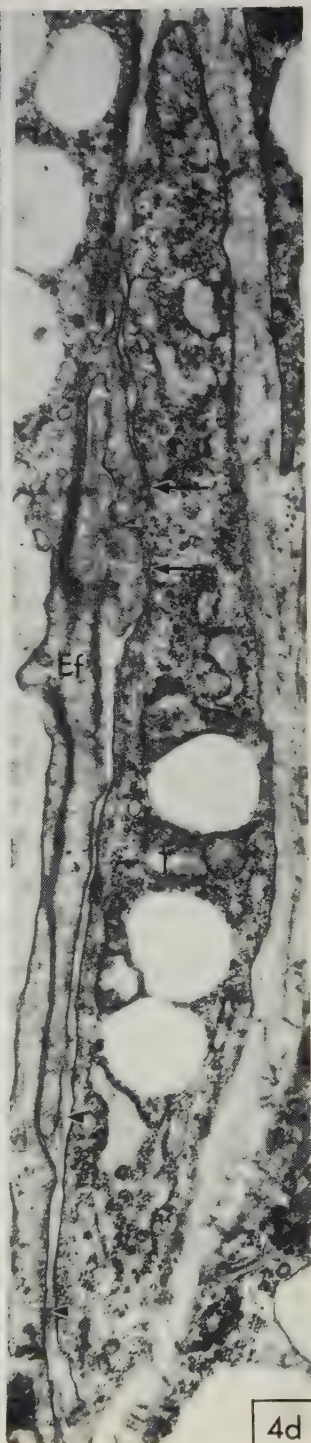
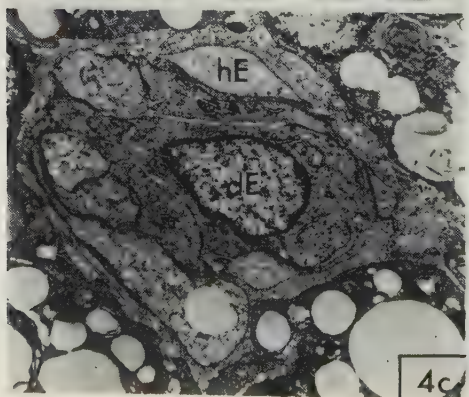
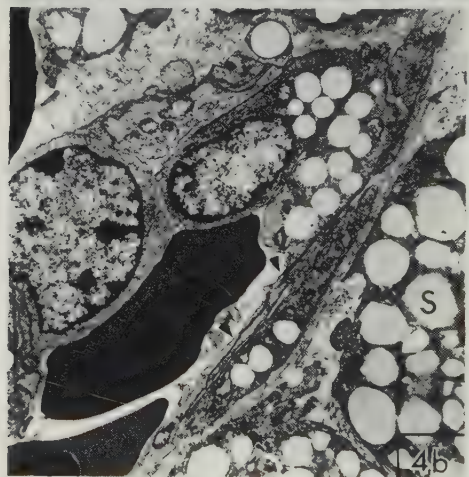
Abb. 3c: Kapillarendothel (E) und sich ablösende Wandzelle
(aW) (9500 x)
Er Erythrozyt Pfeilkopf: Ausschnitt in 3e

Abb. 3d: Kapillarendothel (E) und abgelöste Transforma-
tionszelle (T) (6000 x)
Pfeilkopf: Ausschnitt in 3f

Abb. 3e und 3f: Ausschnitte aus 3c und 3d. Aufgehende Zell-
kontakte zwischen den Endothelzellen (rechts
in den Ausschnitten) und den sich ablösenden oder
abgelösten Zellen (links in den Ausschnitten)
(3e: 30400 x; 3f: 25800 x)

Abb. 3g und 3h: Desmosomenartige Zellkontakte zwischen
Endothelzellen und peripheren Wandzellen
(3g: 31300 x; 3h: 34200 x)
Pfeilköpfe zeigen auf Verdichtungen der Kitt-
substanz





Schaumzellansammlungen im Februar, Kapillaren als Quelle
der Schaumzellvorstufen

Abb. 4a: Kapillare mit hellen- (hE) und dunklen (dE)
Endothelzellen (8000 x)
Er Erythrozyt

Abb. 4b: Dunkle Endothelzelle mit Lipidtropfen und angela-
gerter Transformationszelle (4500 x)
Pfeilköpfe: schlanke Endothelzellfortsätze
S Schaumzelle

Abb. 4c: Kapillare mit dunklen - (dE) und hellen (hE)
Endothelzellen (6000 x)
Dunkle Endothelzellen strecken Fortsätze basal
durch schütterere Basallamina.

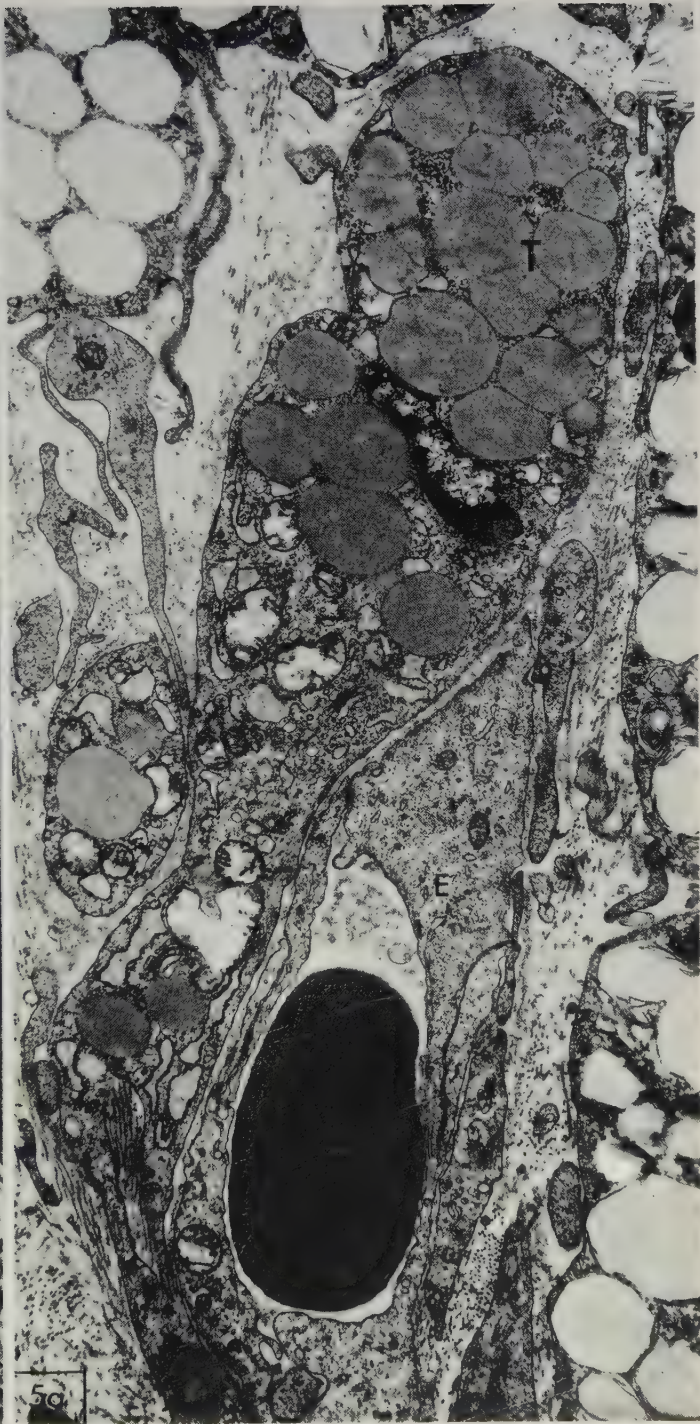
Abb. 4d: Ausschnitt aus 4b. Zwischen Endothelzellfort-
sätzen (Ef) und Transformationszellen (T) enge
Kontaktzonen (Pfeile), abseits davon Basallamina
(Pfeilköpfe) (22400 x)

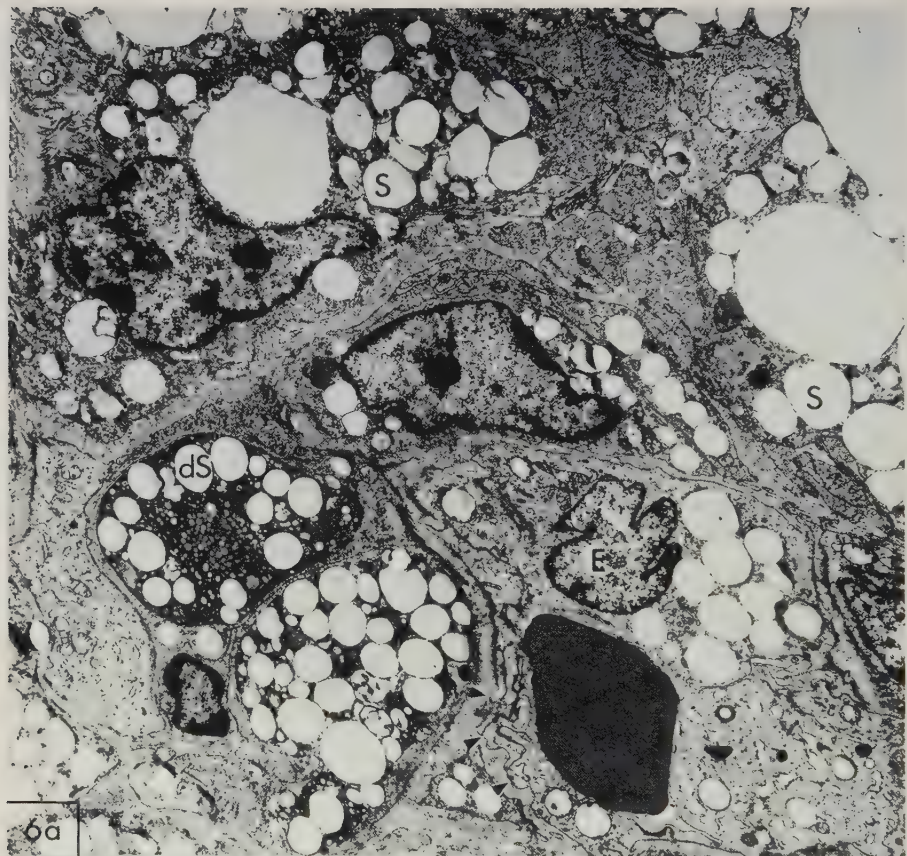
Schaumzellansammlungen im Februar, Kapillaren als Quelle
der Schaumzellen

Abb. 5a: Kapillarendothel (E) und Transformationszelle (T)

Die Transformationszelle liegt der Kapillare eng an, die Schaumzellen sind durch einen von kollagenen Fibrillen eingenommenen Spaltraum von der Kapillare getrennt. Eine Basallamina ist zwischen der Transformationszelle und dem Endothel teilweise erkennbar. (14000 x)

Abb. 5b: Ausschnitt aus 5a. Zwischen den schlanken Endothelzellfortsätzen (Ef) und der Transformationszelle ist eine Basallamina ausgebildet (Pfeilköpfe), die im Bereich der Kontaktzonen (Pfeile) unterbrochen ist. (27500 x)





Schaumzellansammlungen im Februar, Kapillaren als Quelle
der Schaumzellvorstufen

Abb. 6a: Kapillaren mit umgebender Schaumzellansammlung
Endothelzellen (E), Schaumzellen (S) und degene-
rierende Schaumzellen (dS) (5400 x)
Pfeilköpfe heben Kapillarwandgeflecht mit wirrem
Endothelzellfortsatzgeflecht hervor.

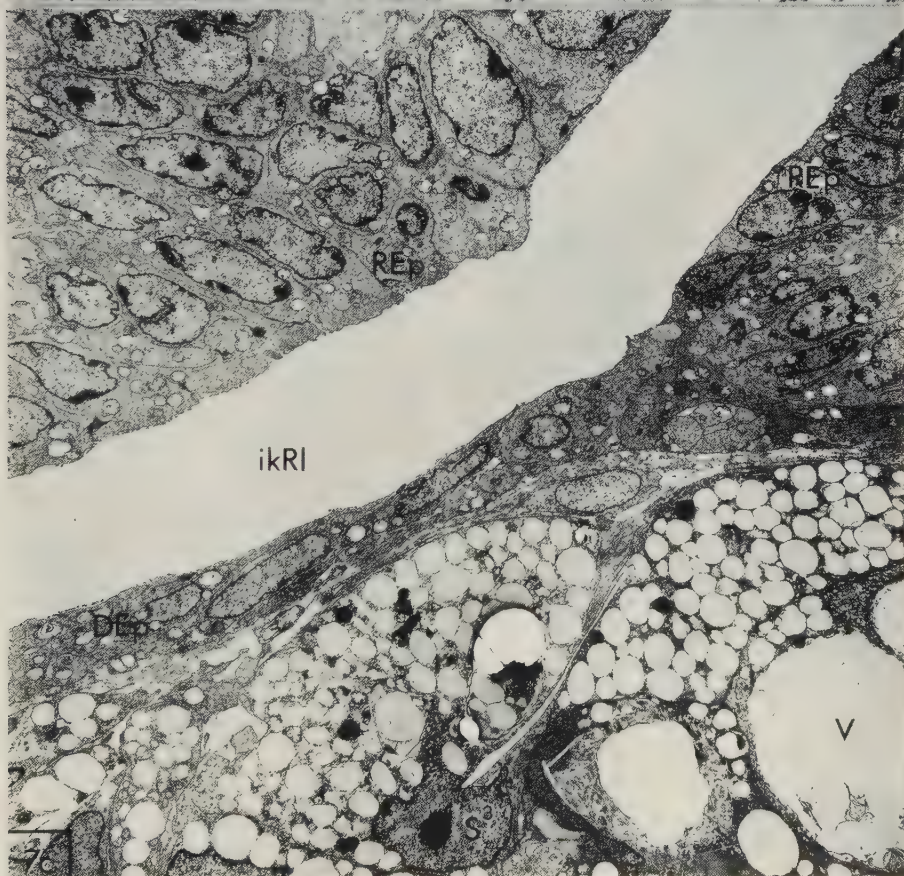
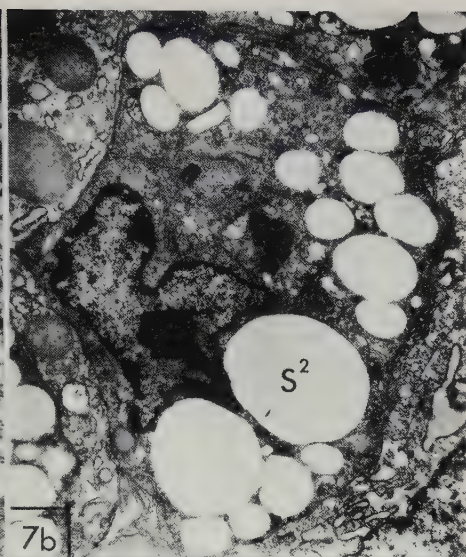
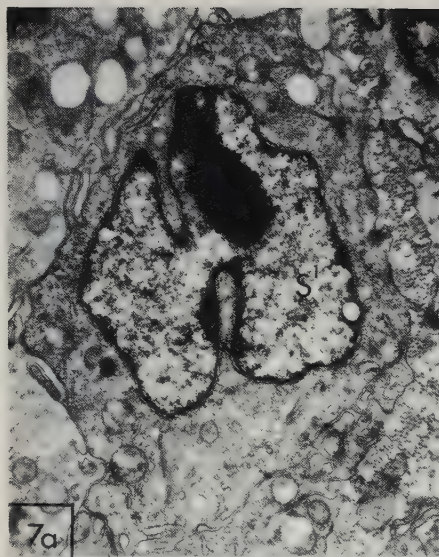
Abb. 6b: Kapillare mit hellen Endothelzellen (hE), die
korbzellartig das Gefäß umfassen. Pfeilköpfe
deuten auf schütterere Basallamina. Schaumzelle (S)
in kapillarnaher, perizytenartiger Position
(18000 x)
dE dunkle Endothelzelle

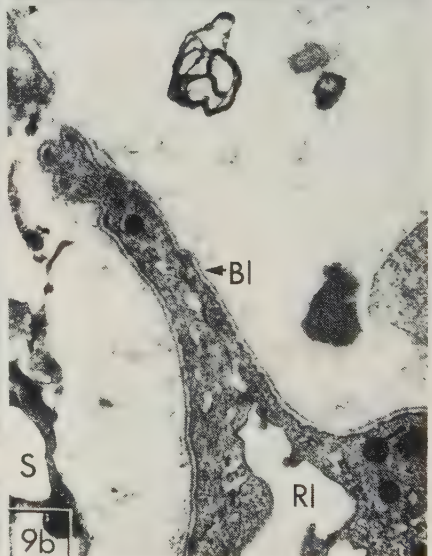
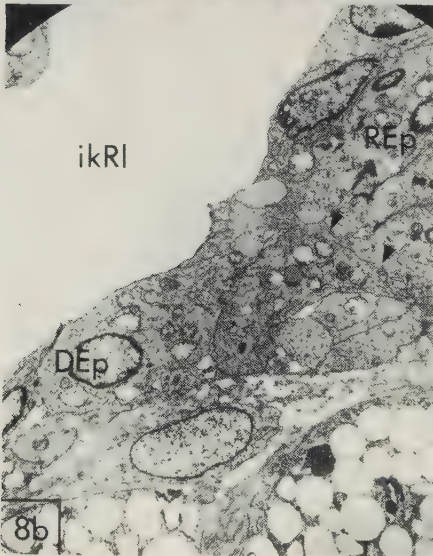
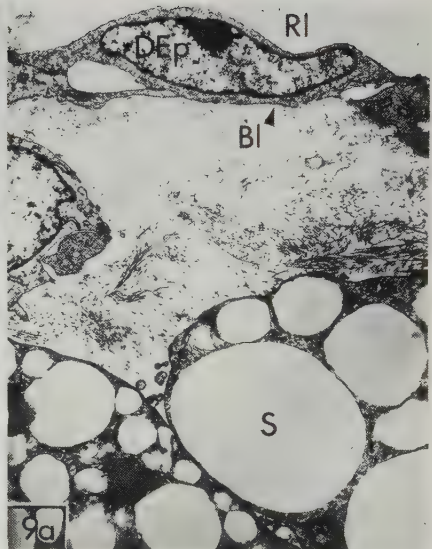
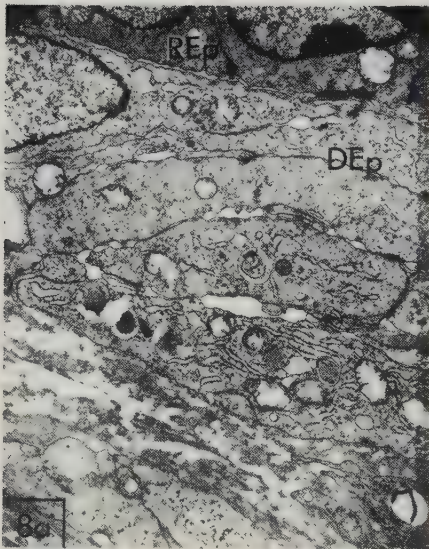
Schaumzellansammlungen im November, Schaumzellen im
retikulären Bindegewebe

Abb. 7a: Fetttropfenarme Schaumzellen (S^1) mit etlichen
Haftpunkten zu Zellen des retikulären Bindegewebes (Pfeilköpfe) (13000 x)

Abb. 7b: Fetttropfenreiche Schaumzelle (S^2) mit einer
geringeren Zahl von Zellkontakten zu umliegenden
Bindegewebszellen (7000 x)
Deutlich erkennbar sind ein Centriol und der
Golgiapparat.

Abb. 7c: Fetttropfenüberladene Schaumzellen (S^3) ohne Zell-
kontakte in der Peripherie einer Schaumzellan-
sammlung gelegen. (3400 x)
REp Reteepithel DEp Deckepithel
V autophagische Vakuolen
ikRl intrakapsuläre Retelängszisterne





Das Deckepithel der Schaumzellansammlungen im November

Abb. 8a: Mehrschichtiges Deckepithel (DEp). Die Basallamina ist schütter. Erweiterte interzelluläre Spalten sind Zeichen der Auflockerung des Deckepithels zum Zwecke der Freisetzung von Schaumzellen. Ein spaltförmiges Lumen liegt zwischen dem Reteepithel (REp) und dem Deckepithel. Die Schlußleisten des Reteepithels sind stärker ausgebildet. (7000 x)

Abb. 8b: Ausschnitt aus 7c. Reteepithel (REp) und Deckepithel (DEp) begrenzen ein spaltförmiges Rete-lumen (Pfeilköpfe). Zur unterschiedlichen Ausprägung der Basallamina siehe auch Abb. 7c. (4000 x)

ikRl intrakapsuläre Retelängszisterne

Das Deckepithel der Schaumzellansammlungen im Februar.

Abb. 9a: Einschichtiges Deckepithel (DEp). Die Basallamina ist deutlich sichtbar und lückenlos. Intraepitheliale Räume werden als Reste der Retikulierung gedeutet. (5500 x)

Rl Retelumen

Bl Basallamina

S Schaumzellen

Abb. 9b: Zellfortsätze des einschichtigen Deckepithels reichen in das lockere kollagene Bindegewebe der Schaumzellansammlung hinein, sie sind von einer deutlichen Basallamina (Bl) umgeben. (12000 x)

Rl Retelumen

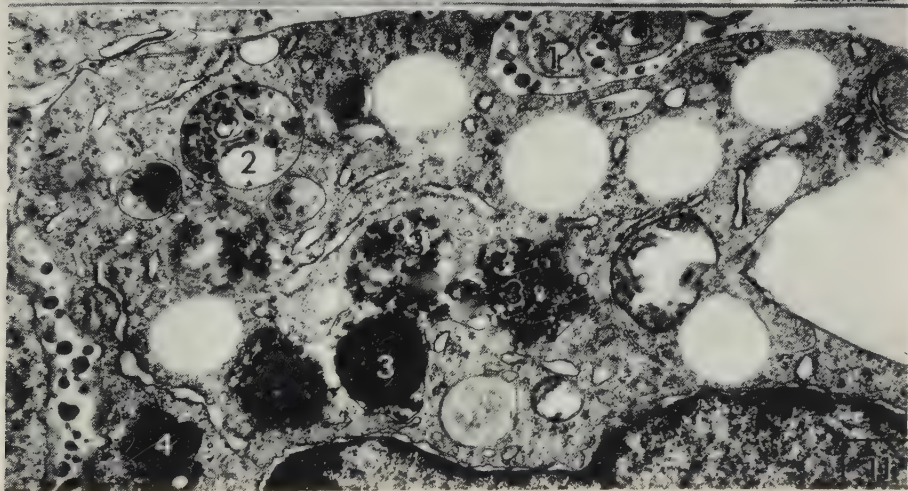
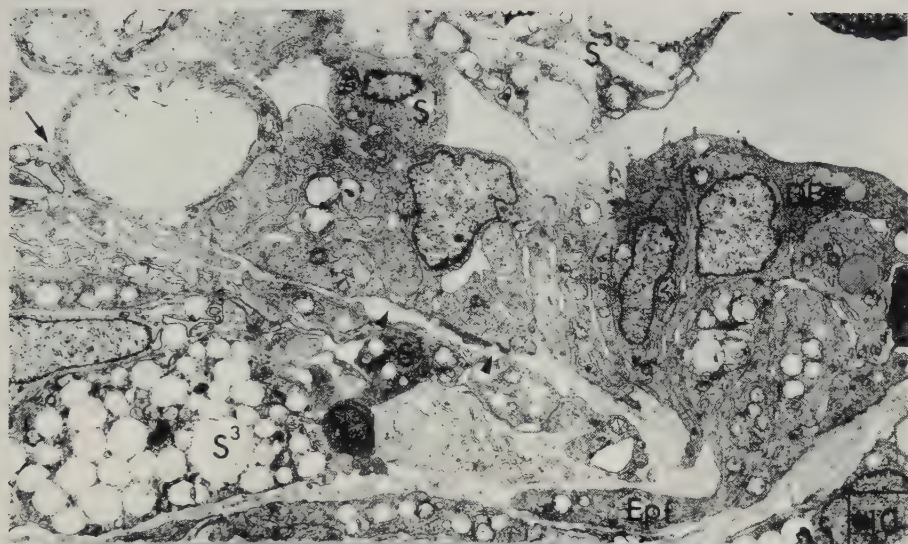
S Schaumzellen

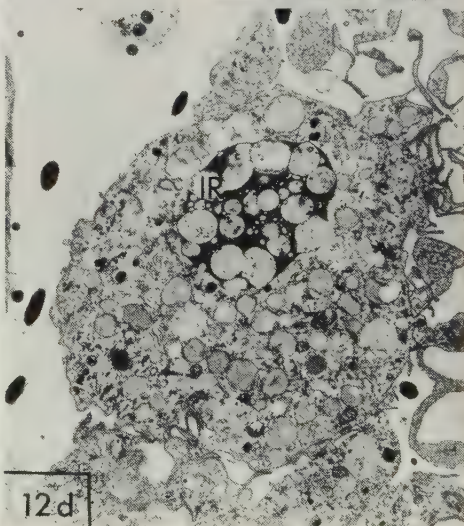
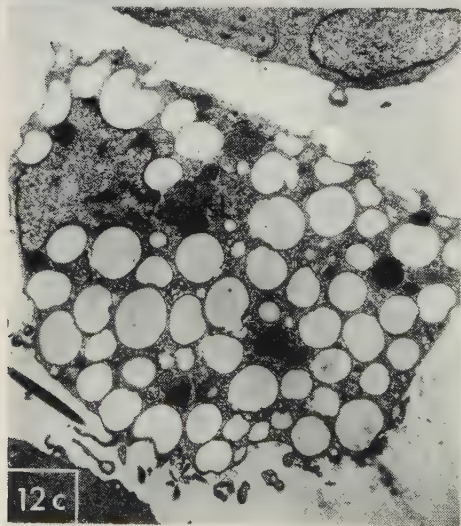
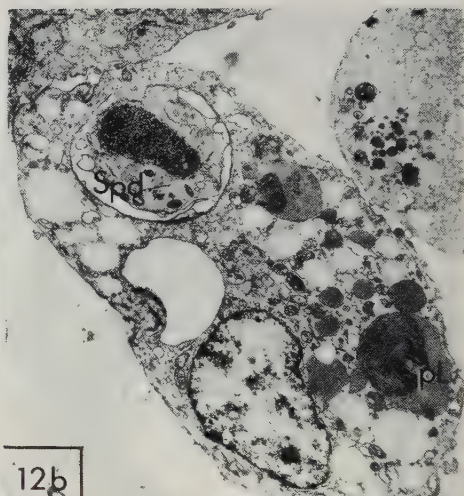
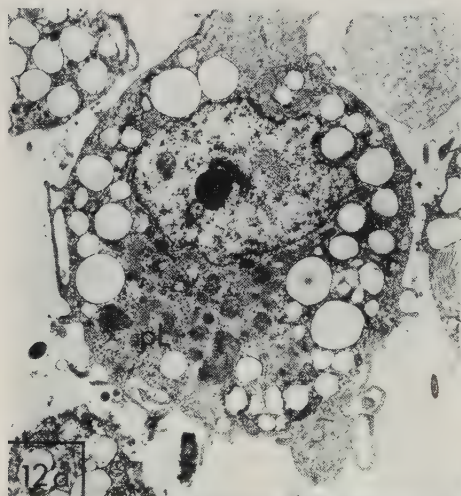
Freisetzung der Schaumzellen aus den Schaumzellansammlungen

Abb. 10: Das Deckepithel an der Peripherie einer Durchtrittsstelle der Schaumzellen. Deutlich wird die Abflachung des Deckepithels (DEp) zur linken Bildhälfte hin. Epithelzellfortsätze (EpF) mit undeutlicher Basallamina
Der Pfeil weist auf eine Lücke im Deckepithel. Fetttropfenarme (S^1) und fetttropfenüberladene (S^3) Schaumzellen diesseits und jenseits des Deckepithels
Pfeilköpfe weisen auf die Reste der Basallamina.
(4000 x)

Schaumzellmakrophagen im Rete testis-Lumen

Abb. 11: Zelldetritus und Reste einer Spermatide in einem phagozytierenden Schaumzellmakrophagen. (22100 x)
Zelldetritus (1) wird von Pseudopodien umgeben. Ein Phagosom enthält gleichartigen Zelldetritus (2). Spermatidenrest (3,3,3,3) in einem Phagolysosom, in dem kleine Lipidtropfen und ein weitgehend kondensierter Spermatidenkern zu sehen sind. Kondensierte Zellreste (4) sind Überbleibsel der Desintegration.





Funktionsstadien der Schaumzellmakrophagen

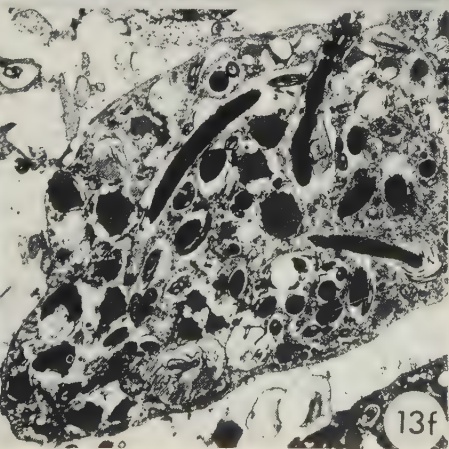
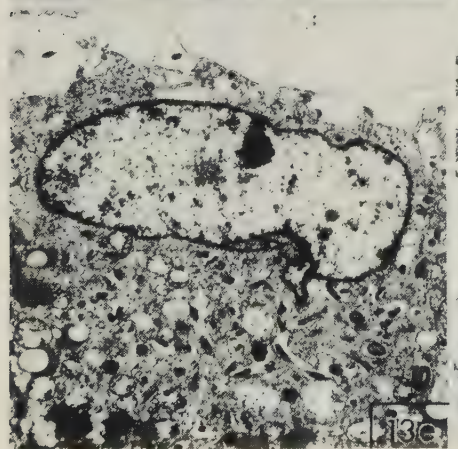
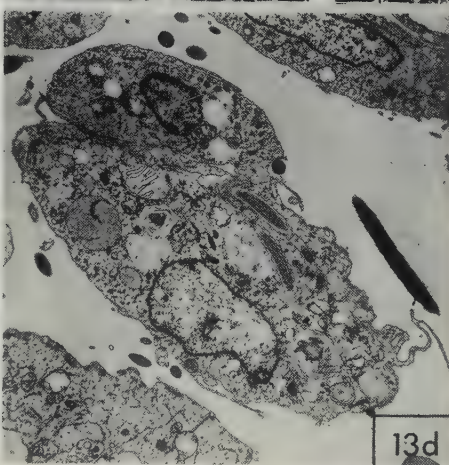
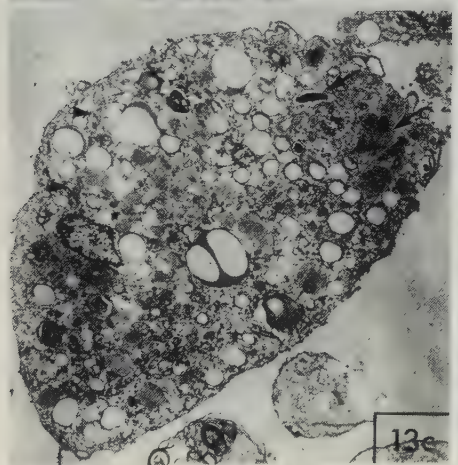
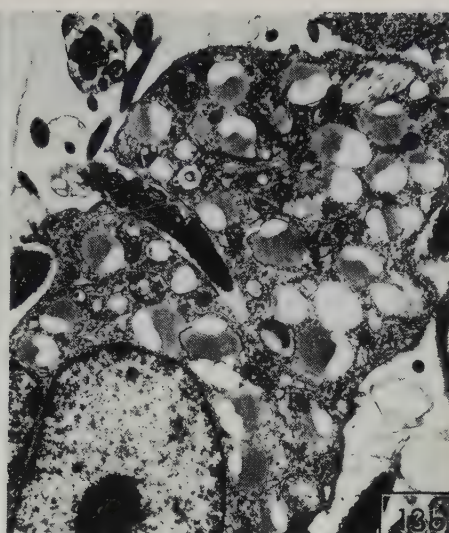
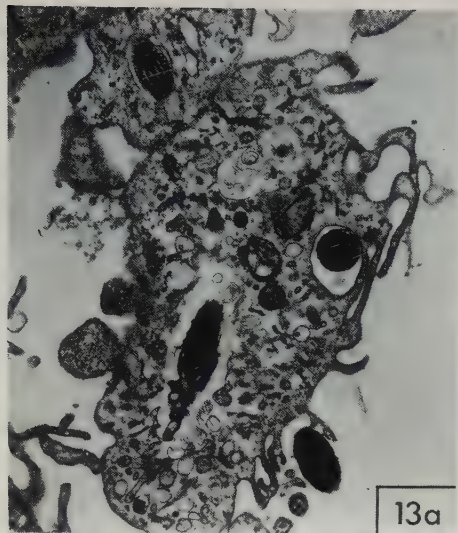
- Abb. 12a: Schaumzellmakrophage im Rete testis-Lumen.
Die primären Lysosomen werden als Speicherform gedeutet. (5000 x)
pL primäre Lysosomen
- Abb. 12b: Schaumzellmakrophage im Rete testis-Lumen
mit Zellkontakten zum Deckepithel einer Schaumzellansammlung (links oben).
Eine Spermatide (Spd) liegt im Phagosom. Deutlich sind die Speicherformen mutmaßlicher primärer Lysosomen (pL). (5000 x)
- Abb. 12c: Schaumzellmakrophage im Rete testis-Lumen mit sekundären Lysosomen (sL). (4000 x)
- Abb. 12d: Schaumzellmakrophage mit lipofuscinartigem Restkörper (lR). (4000 x)

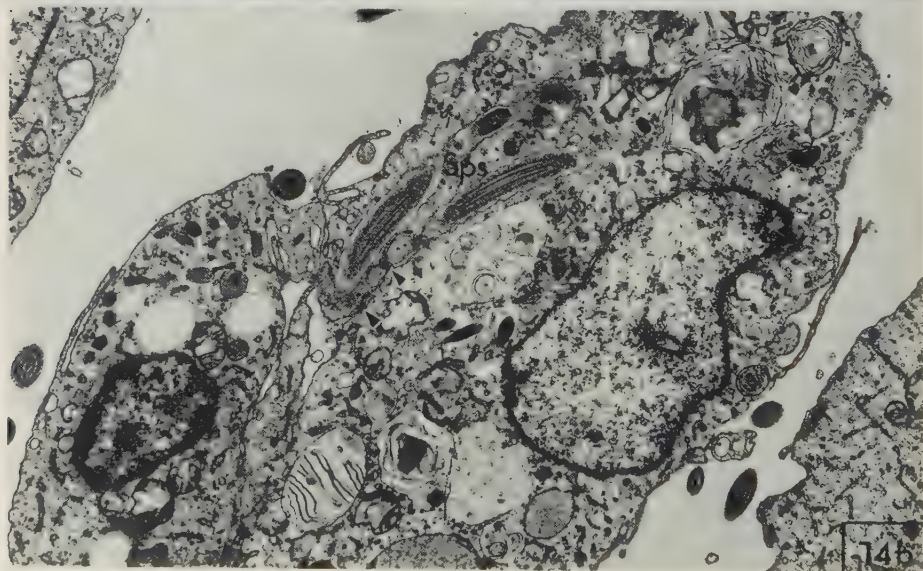
Die Inkorporation von Spermien durch Schaumzellspermato- phagen

Abb. 13a und 13b: Schaumzellspermatophagen im Lumen des Rete testis. (13a: 12500 x; 13b: 8200 x)
Spermienköpfe werden in Invaginationen des Plasmalemmas aufgenommen.

Abb. 13c und 13d: Schaumzellspermatophagen im Lumen des Rete testis. (13c: 3000 x; 13d: 4500 x)
Spermienanschnitte sind durch Pfeile hervor-
gehoben.
Pfeilspitzen in 13c kennzeichnen Spermien-
schwanzanschnitte.

Abb. 13e und 13f: Schaumzellspermatophagen im Lumen des Rete testis. (13e: 7000 x; 13f: 4600 x)
Es handelt sich um Tangentialschnitte durch die Peripherie der Schaumzellspermatophagen. Dadurch werden eine Vielzahl von Schwanzanschnitten (13e) resp. Kopfanschnitten (13f) jeweils abgebildet.





Die Inkorporation und Desintegration von Spermien durch
Schaumzellspermatophagen

Abb. 14 a: Ausschnitt aus 13c. Spermienköpfe (Spk) in der initialen Aufnahmezone des Schaumzellspermatophagen in unterschiedlichen Desintegrationsstadien. Das Kernchromatin lockert sich auf, ein Strahlenkranz filamentartiger Strukturen ist charakteristisch (Phagolysosom am linken unteren Bildrand). Im Spermienmittelstück (Spm) geht die helicoidale Anordnung verloren. Die Mitochondrien cristae erscheinen als vesikuläre oder tubuläre Reste. Spermienchwänze (Sps) in verschiedenen Zerfallsstadien zeigen eine finale Aufspaltung der '9 x 2 + 2'-Struktur. Plasmalemmaauffaltungen (Pla) überdachen mißgebildetes Spermium (x). (39600 x)
Li Fetttropfen

Abb. 14b: Ausschnitt aus 13d. Spermienchwänze (Sps) liegen tangential unter dem Plasmalemma des Schaumzellspermatophagen. Pseudopodien heften sich mit Kontakteinrichtungen aneinander und schließen die Rinne zu einer Röhre, in der das Spermium liegt. Pfeilköpfe weisen auf die Kontakteinrichtungen hin. (10800 x)

Die Inkorporation und Desintegration von Spermien durch Schaumzellspermatophagen

Abb. 15a bis 15d: Ausschnitte aus 13f. In Phagolysosomen sind neben den Spermienkopfanschnitten (1) ein bis drei Schwanzanschnitte enthalten. Die zum selben Spermium gehörenden Bauabschnitte liegen kranzartig gewunden in einem Phagosom, das den Schaumzellspermatophagen möglicherweise nur einmal ringförmig umgibt. Die parallele Anordnung der angeschnittenen Abschnitte desselben Spermiums ergibt sich aus dem identischen Schnittwinkel. Das jeweilige Verteilungsmuster der Spermienanschnitte im Phagosom läßt Rückschlüsse auf die Länge der Periodizität (Umfang) der Spermienwindung zu. (15a: 8000 x; 15b: 9600 x; 15c: 10000 x; 15d: 10000 x)

2: Reste des Akrosoms
3: Reste der Zell- und Kernmembran der Spermiums

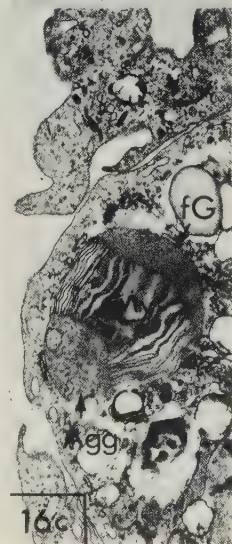
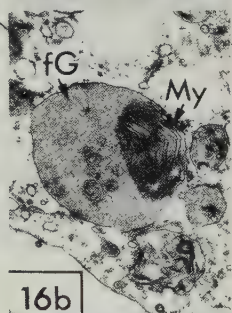
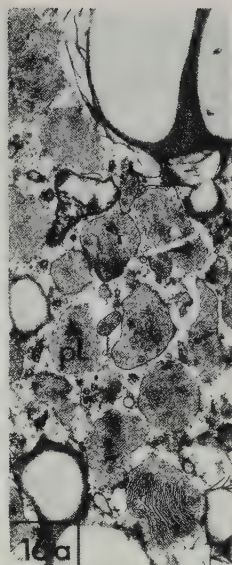
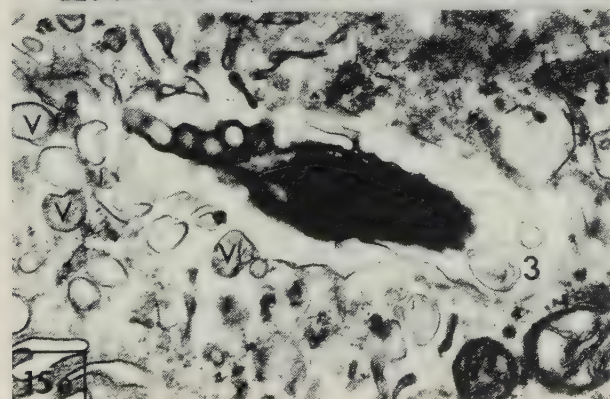
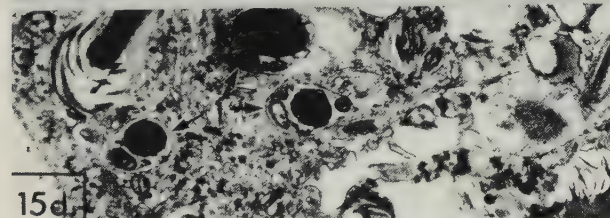
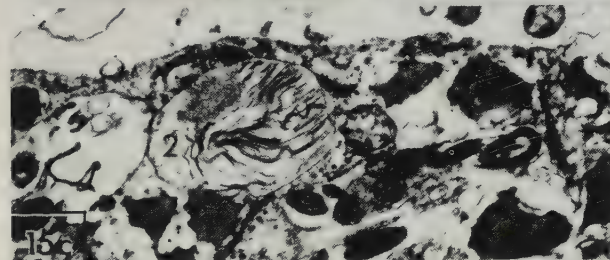
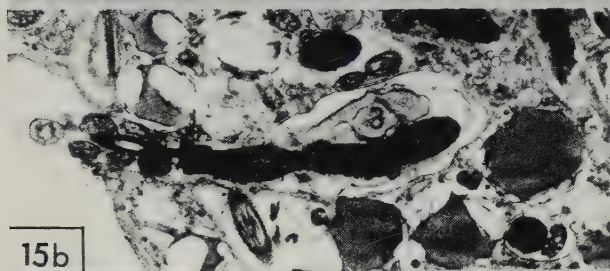
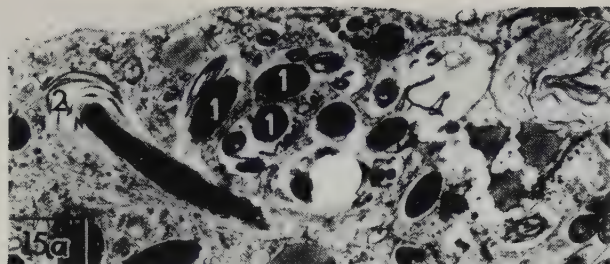
Abb. 15e: Ausschnitt aus 13a. Phagolysosom mit verschiedenen Vesikeln (V) in der Peripherie. (32500 x)

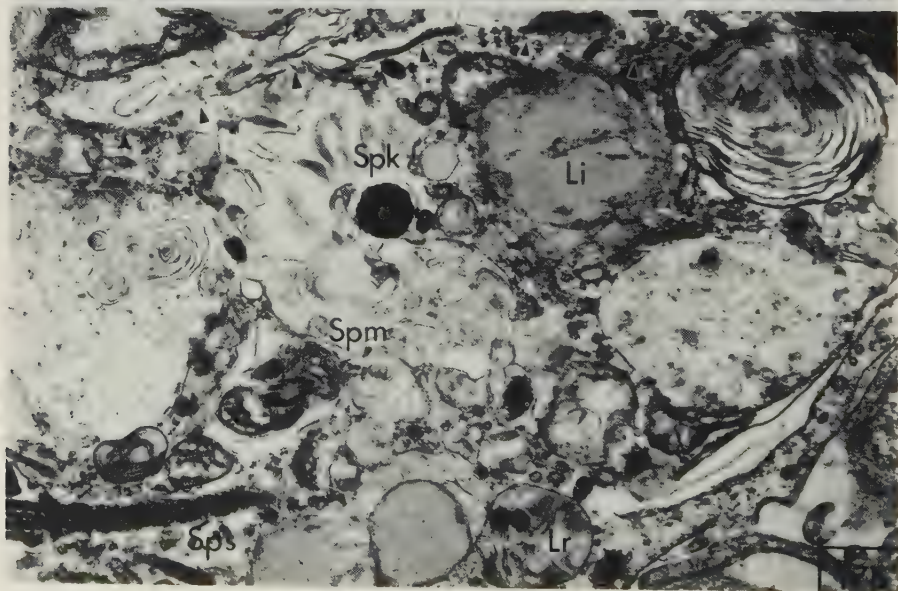
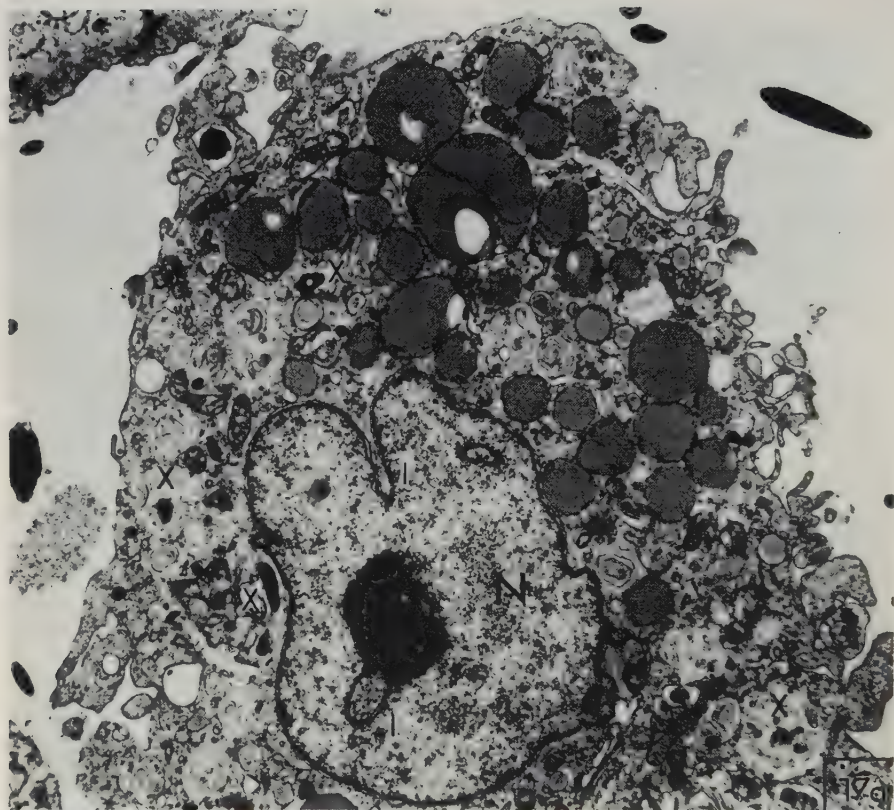
3: Kernmembran rollt sich zu kleinen Myelinfiguren auf.

Organellen der Phagozytose, primäre Lysosomen

Abb. 16a bis 16c: Ausschnitte aus 13c. Vesikel mit feingranulärem und lamellärem Inhalt werden als primäre Lysosomen gedeutet. (16a: 7000 x; 16b: 13000 x; 16c: 7000 x)

fG feine Granula pL primäre Lysosomen
My Myelinfiguren
Agg Aggregation feiner Granula
Die Natur dieser Körperchen wird diskutiert.





Spermienreste in Schaumzellspermatophagen

Abb. 17a: Schaumzellspermatophage enthält Spermienreste (x). (10000 x)

Der Kern besitzt Invaginationen (I), denen sich der Nucleolus anlagert, und in die Mikrofilamente hineinziehen.

Li Lipidtropfen

Abb. 17b: Schaumzellspermatophage mit weitgehend abgebauten Spermienresten. Spermienkopf (Spk), Spermienmittelstück (Spm) und Spermien Schwanz (Sps) kaum desintegrierter Spermien. (22000 x)

Ar Akrosomenrest

Lamelläre Reste von Phagolysosomen- und

Spermienmembranen und granuläre Reste der Mantelfaserscheide werden durch eine Reihe von Pfeilköpfen hervorgehoben. Li Lipidtropfen

Lr Lysosomenreste

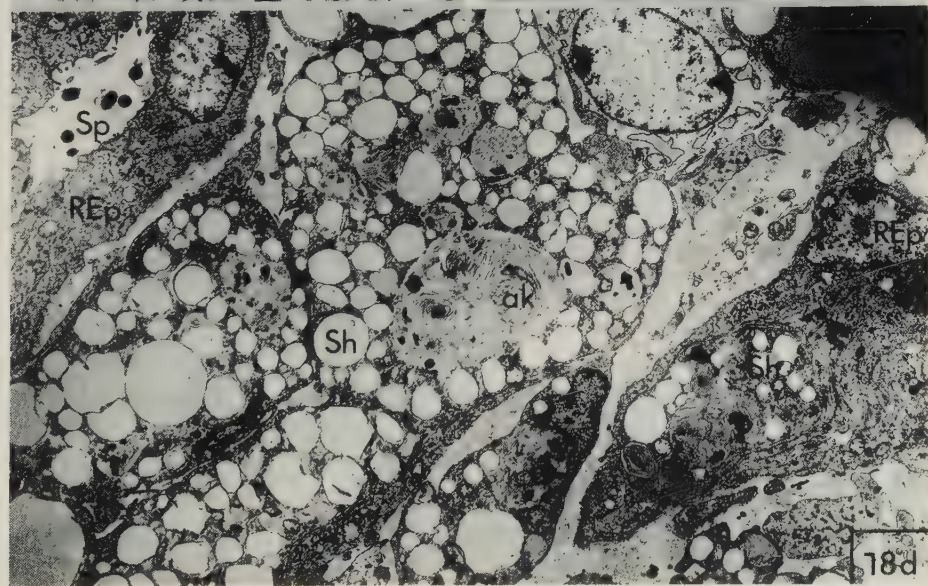
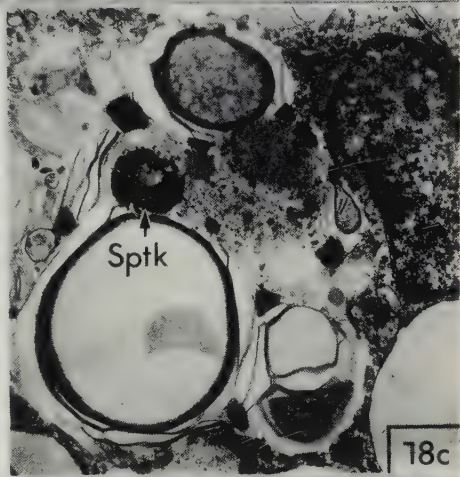
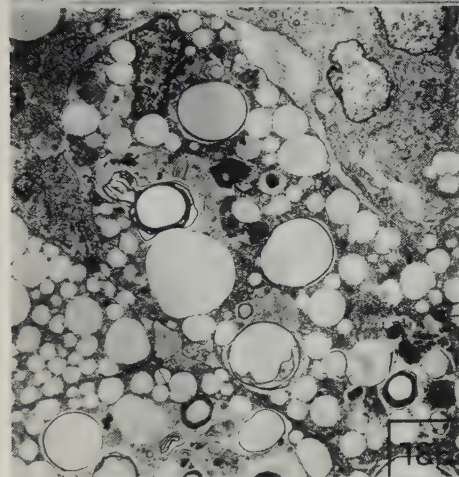
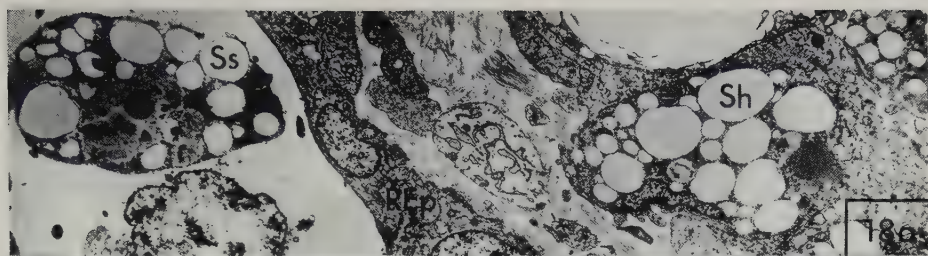
Verbleib der Schaumzellheterophagen

Abb. 18a: Schaumzellspermatophage (Ss) liegt im Lumen des Rete testis, während ein Schaumzellheterophage (Sh) im Retebindegewebe liegt. Das Reteepithel ist abgeflacht. (3600 x)
REp Reteepithel

Abb. 18b: Schaumzellspermatophage mit Spermienkopfschnitten liegt im Retebindegewebe. (2800 x)

Abb. 18c: Spermatidenrest in einem Schaumzellmakrophagen im Retebindegewebe ist dem Spermatidenrest in einem Schaumzellmakrophagen im Rete testis-Lumen ähnlich. (Siehe hierzu Abb. 11)
(15000 x)
Sptk Spermatidenkern

Abb. 18d: Schaumzellheterophagen im Retebindegewebe, das frei von Blutgefäßen ist; im Reteepithel (REp) (unten rechts im Bild) ein durchwandernder Schaumzellheterophage (Sh)
Schaumzellheterophagen weisen vielfach autophagische Kompartimente im Cytoplasma auf. (4400 x)
Sp Spermatozoen im Lumen des Rete testis
aK autophagische Kompartimente





19 a



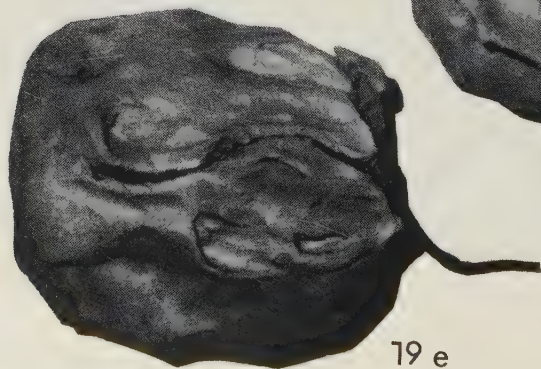
19 b



19 c



19 d



19 e

Tonmodell eines ein Spermium inkorporierenden Schaumzell-spermatophagen.

Abb. 19a: Der Spermienkopf liegt in einer Invagination des Modells.

Abb. 19b: Lippenförmige Auffaltungen der Oberfläche umlagern den auf den Kopf des Spermienmodells folgenden, dem Hals- und Mittelstück eines Spermiums entsprechenden Abschnitt.

Abb. 19c: Die Lippen bilden eine Rinne, die sich hier über der Spermiennachbildung fortlaufend zu einer Röhre schließt.

Abb. 19d: Das Spermium liegt in Windungen um den Modell-Spermatophagen in einer Rinne, die weitgehend zur Röhre verschlossen ist, wodurch das Spermienmodell in das Innere der Spermatophagen-Nachbildung gelangt.

Abb. 19e: Nur ein Teil des nachgebildeten Spermienschwanzes ist noch sichtbar.

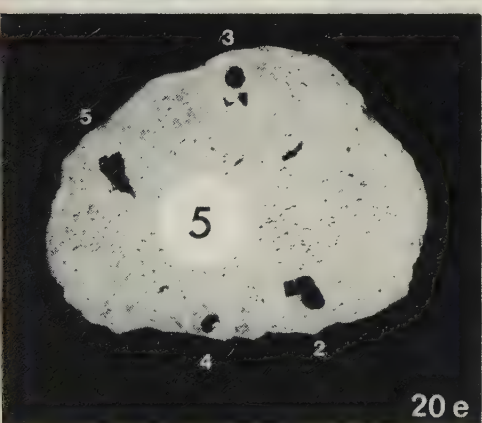
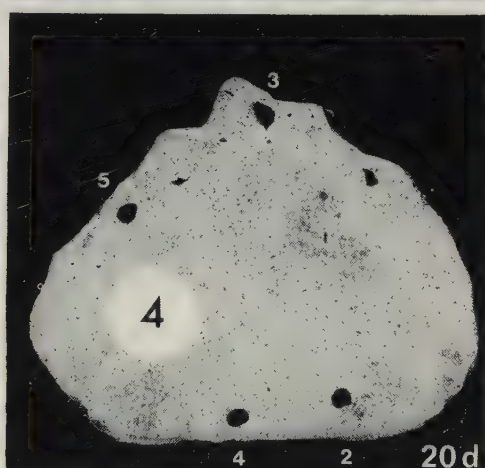
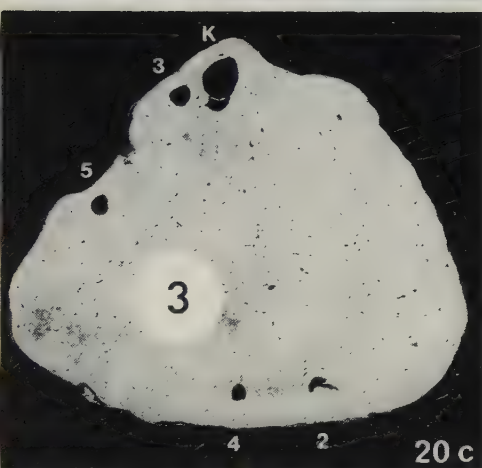
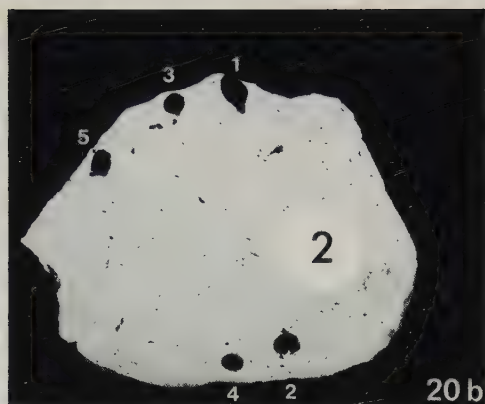
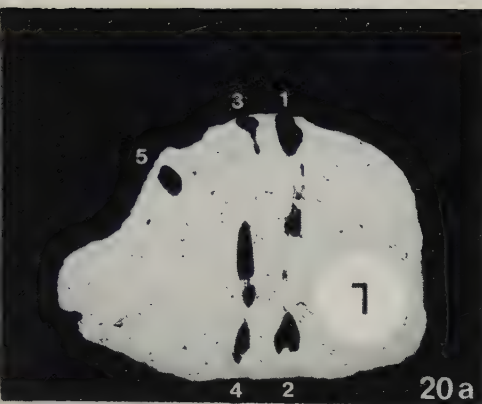
Einige Transversalsegmente eines Spermatophagenmodells

Abb. 20a: Ein Tangentialschnitt durch ein Schaumzell-spermatophagenmodell zeigt eine große Zahl von Spermienmodellanschnitten eines einzigen Spermienmodells.

Abb. 20b bis 20e: Anschnitte vom Kopf (K) und folgenden Bauabschnitten (1 = Hals- und Mittelstück; 2 bis 5 sind Anschnitte des Schwanzstückes nach jeweils einer halben Windung) des Spermienmodells dicht unter der Oberfläche des Spermiphagenmodells.

Abb. 20f: Sektion liegt spiegelbildlich orientiert (aufgeklappt nach Art einer halbierten Frucht)

Das Modell ist etwa 10000 x gegenüber der Natur vergrößert.





Federzeichnung eines Schaumzellspermatophagen mit inkorporiertem Spermium

Abb. 21: Das Phagosom mit enthaltenem Spermium wurde zur besseren Kenntlichkeit größer als die übrigen Strukturen der Spermatophagenschnittfläche gezeichnet. Das Spermium wurde halbschematisch in die Schnittebene gelegt. Der Ausschnitt zeigt das der Länge nach halbierte Spermium im Phagosom eine kurze Strecke weit.

IX. Literaturverzeichnis

- AIRE, T.A. & HEATH, E.: Granulomas of the testis and excurrent ducts following vasoligation in the fowl (*Gallus domesticus*). Res. vet. Sci. 22, 72-77 (1977)
- AIRE, T.A. & MALMQUIST, M.: Makrophages in the excurrent ducts of the testis of normal domestic fowl (*Gallus domesticus*) Zbl. Vet. Med., C., Anat. Histol. Embryol. 8, 172-176 (1979)
- ALEXANDER, N.J.: Vasectomy: Long term effects in the rhesus monkey. J.Reprod. Fertil. 31, (3), 399-406 (1972)
- ALEXANDER, N.J. & TUNG, K.S.K.: Immunological and morphological effects of vasectomy in the rabbit. Anat. Rec. 188, 339-350 (1977)
- ANTON, E.: Early ultrastructural changes in the rat testis after ductuli efferentes ligation. Fertil. Steril. 31, 187-194 (1979)
- BALL, R.Y. & MITCHINSON, M.J.: Degradation of phagocytosed spermatozoa by mouse peritoneal macrophages in vitro. J. Reprod. Fertil. 49 (2), 409-411 (1977)
- BARROS, de, S. & POHLENZ, J.: Histologische Untersuchungen am Hoden und Nebenhoden des Peking-Erpel. Zuchthyg. 5, 175-181 (1970)
- BAWA, S.R.: Fine structure of the sertoli cell of the human testis. J. Ultrastr. Res. 9, 459-474 (1963)
- BEDFORD, J.M.: Effects of environment on phagocytosis of rabbit spermatozoa. J. Reprod. Fertil. 9, 249-256 (1965)
- BEDFORD, J.M.: Adaptations of the male reproductive tract and the fate of spermatozoa following vasectomy in the rabbit, rhesus monkey, hamster, and rat. Biol. Reprod. 14, 219-212 (1976)
- BERENS v. RAUTENFELD, D., BLEY, G. & HICKEL, E.M.: Zur Technik der künstlichen Besamung und Sterilisation bei der Taube (*Columba livia*) Der prakt. Tierarzt 12, 1103-1109 (1979)
- BERNDT, R. & MEISE, W.: Naturgeschichte der Vögel. Franck'sche Verlagsbuchhandlung Stgt. (1962)
- BLACK, V.H.: Gonocytes in fetal guinea pig testis: Phagocytosis of degenerating gonocytes by sertoli cells. Am. J. Anat. 131, 415-426 (1971)

- BRENTANO, G.: Über Resorptionsvorgänge am unveränderten und veränderten Stratum synoviale des Femoropatellarge- lenkes beim Kaninchen unter besonderer Berücksichti- gung der Gelenkblutung. Diss.vet. med. FU Berlin (1977)
- BREUCKER, H.: Saisonbedingte Involution der Spermatogenese beim Schwan (Cygnus olor). Verh. Anat. Ges. 69, 733- 737 (1975)
- BREUCKER, H.: Macrophages, a normal component in seasonally involuting testes of the swan, Cygnus olor. Cell tiss. Res. 193, 463-471 (1978)
- BREUCKER, H.: Seasonal spermatogenesis in the mute swan (Cugnus olor) Advances in Anat. Embryol. and Cell Biol. 72, Springer Verlag (1982)
- BUCHER, O.: Cytologie, Histologie und mikroskopische Anato- mie des Menschen; zehnte Aufl. S.226: RES; Verlag H. Huber, Bern Stgt. Wien (1980)
- BUDRAS, K.-D. & MEIER, U.: The epididymis and its develop- ment in ratite birds (Ostrich, Emu, Rhea) Anat. Embry- ol. 162, 281-299 (1981)
- BUDRAS, K.-D. & SAUER, T.: Morphology of the epididymis of the cock (Gallus domesticus) and its effect upon the steroid sex hormone synthesis. I. Ontogenesis, morpho- logy and distribution of the epididymis. Anat. Embry- ol. 148, 175-196 (1975)
- BUDRAS, K.-D. & SCHMIDT, F.G.: Die Frühentwicklung der Go- naden und die Ontogenese von Rete testis und Tubuli seminiferi recti beim Huhn (Gallus domesticus) Zbl. Vet. Med., C., Anat. Histol. Embryol. 5, 267-289 (1976)
- BURGOS, M.H. & CAVICCHIA, J.C.: Phagocytotic activity in the epithelium of the rete testis. Proc. 10th Int. Congr. Anat., Tokio. Science Council of Japan, 444 (1975)
- BUSTOS-OBREGÓN, E. & HOLSTEIN, A.F.: On structural patterns of the lamina propria of the human seminiferous tubu- les. Z. Zellforsch. 141, 413-425 (1973)
- CARR, I.: The Macrophage. A rewiev of ultrastructure and function. Academic Press, London - New York (1973)
- CARR, I., CLEGG, E.J. & MEEK, G.A.: Sertoli cells as phago- cytes: An elektron mikroskopic study. J. Anat. 102, 501- 509 (1968)
- CLEGG, E.G. & MACMILLAN, E.W.: The uptake of vital dyes and particulate matter by the sertoli cells of the rat testis. J. Anat. 99, 219- 229 (1965)

- COHN, Z.A.: The structure and function of monocytes and macrophages. *Advances in Immunology* 9, 163-214 (1968)
- COHN, Z.A.: Endocytosis and intracellular ingestion. In: VAN FURTH, R. (ed) *Mononuclear phagocytes*, Oxford, Blackwell, S.121 (1970)
- COOPER, A. (1823) In: JHAVER, P.S. & OHRI, B.B.: The history of experimental and clinical work on vasectomy. *J. int. Coll. Surg.* 33, 482 (1960)
- COOPER, T.G. & HAMILTON, D.W.: Phagocytosis of spermatozoa in the terminal region and gland of the vas deferens of the rat. *Am. J. Anat.* 150, 247-268 (1977)
- CRABO, B., GUSTAVSSON, B., NICANDER, L. & RAO, A.R.: Subnormal testicular function in a bull concealed by phagocytosis of abnormal spermatozoa in the efferent ductules. *J. Reprod. Fertil.* 26, 393-396 (1971)
- CRONQUIST, S.: Spermatic invasion of the epididymis. *Acta Path. Microbiol. Scand.* 26, 786 (1949)
- DE DUVE, C.: Lysosomes and Phagosomes. The vacuolar apparatus. *Protoplasma* 63, 95-98 (1967)
- DYM, M.: The fine structure of monkey sertoli cells in the transitional zone at the junction of the seminiferous tubules with the tubuli recti. *Am. J. Anat.* 140, 1-26 (1974)
- DYM, M.: The mammalian rete testis. A morphological examination. *Anat. Rec.* 186, 493-524 (1976)
- DYM, M. & ROMRELL, L.J.: Intraepithelial lymphocytes in the male reproductive tract of rats and rhesus monkeys. *J. Reprod. Fertil.* 42, 1-7 (1975)
- ENGLISH, H.F.: Absorption in the ductuli efferentes of the Rat. *Anat. Rec.* 193, 531 (1979)
- FAWCETT, D.W. & BURGOS, M.H.: The fine structure of sertoli cells in the human testis. *Anat. Rec.* 124, 401-402 (1956)
- FLICKINGER, C.J.: Ultrastructure of the rat testis after vasectomy. *Anat. Rec.* 174, 477-493 (1972)
- FLICKINGER, C.J.: The fate of sperm after vasectomy in the hamster. *Anat. Rec.* 202, 231-239 (1982)
- FOOTE, R.H.: The use of radioactive isotops to study spermatogenesis and transport of spermatozoa in mammals. *Int. J. Fert.* 14, 215 (1962)

- FURTH, R. van, COHN, Z.A., HIRSCH, J.G., HUMPHREY, J.H., SPECTOR, W.G. & LANGEVOORT, H.L.: The mononuclear phagocyte system: A new classification of macrophages, monocytes and their precursor cells. Bulletin WHO 46, 845-852 (1972)
- FURTH, R. van, LANGEVOORT, H.L. & SCHABERG, A.: Mononuclear phagocytes in human pathology - proposal for an approach to improved classification. In: FURTH, R. van, (ed), Mononuclear phagocytes in immunity, infection, and pathology. Blackwell, Oxford London Edinburgh Melbourne, S. 1-15 (1975)
- FRIEDMAN, N.B. & GARSKE, G.L.: Inflammatory reactions involving sperm and the seminiferous tubules: extravasation, spermatid granulomas and granulomatous orchitis. J. Urol. 62, 363 (1949)
- GALLE, J. & FRIEND, D.S.: The fate of sperm after vasectomy in the guinea pig: Fine structure, freeze fracture and cytochemistry. Lab. Invest. 37, 79-95 (1977)
- GLASSY, F.J. & MOSTOFI, F.K.: Spermatid granulomas of the epididymis. Amer. J. Clin. Path. 26, 1303 (1956)
- GOSSRAU, R. & TETZLAFF, G.: Histochemical investigation of hydrolases in the drake epididymis. Rep. of the World Association of Veterinary Anatomists; XIV. Kongr. d. Europ. Verein. d. Vet. Anat., Berlin. Zbl. Vet. Med., C., Anat. Histol. Embryol. 11, 359 (1982)
- HOFFER, A.P. & HAMILTON, D.W. & FAWCETT, D.W.: Phagocytosis of spermatozoa by the epithelial cells of the ductuli efferentes after epididymal obstruction in the rat. J. Reprod. Fertil. 44 (1), 1-9 (1975)
- HOFFER, A.P. & HAMILTON, D.W.: Phagocytosis of sperm by the epithelial cells in ductuli efferentes of experimental rats. The Anat. Rec. 178, 376-377 (1974)
- HOLSTEIN, A.F.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen am Nebenhoden des kastrierten Kaninchen. Verh. Anat. Ges. Bd. 115, 381-388 (1965)
- HOLSTEIN, A.F.: Spermiophagen im Nebenhoden des Menschen. Naturwissenschaften 54, 98-99 (1967)
- HOLSTEIN, A.F.: Morphologische Studien am Nebenhoden des Menschen. Zwanglose Abhandlungen aus dem Gebiet der normalen und der pathologischen Anatomie Heft 20, Georg Thieme, Stgt. S. 1-91 (1969)

- HOLSTEIN, A.F.: Spermatophagy in the seminiferous tubules and excurrent ducts of the testis in rhesus monkey and in man. *Andrologia* 10, 331-352 (1978)
- HUMPHREYS, P.N.: Ultrastructure of the budgerigar testis during a photoperiodically induced cycle. *Cell. Tiss. Res.* 159, 541-550
- KRSTIĆ, R.V.: *Ultrastruktur der Säugetierzelle*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York, (1976)
- KRSTIĆ, R.V.: *Die Gewebe des Menschen und der Säugetiere*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York (1978)
- LAKE, P.E.: Male genital organs. In: Form and function in Birds. (KING, A.S. & McLELLAND, J.). Acad. Press. London - New York, S. 1-61 (1981)
- LEHNER, J.: Über Spermatophagie, nebst Bemerkungen zur Histologie des Nebenhodens. *Z. Mikr. Anat. Forsch.* 1, 316-351 (1924) †
- LOFTS, B. & COOMBS, C.J.F.: Photoperiodism and the testicular refractory period in the mallard. *J. Zool. London* 146, 44-54 (1965)
- LOFTS, B. & MURTON, R.K.: The role of wether, food and biological factors in timing the sexual cycle of wood pigeons. *Br. Birds* 59, 261-280 (1966)
- LOFTS, B. & MURTON, R.K.: Photoperiodic and physiological adaption regulating avian breeding cycles and their ecological significance. *J. Zool. London* 155, 327-394 (1968)
- LUFT, J.H.: Improvements in epoxy resin embedding methods. *J. biophys. biochem. Cytol.* 9, 409-414 (1961)
- MARCHANT, C.R. & GOMOT, L.: Spermatogenèse abortive chez le canard hybride (du croisement *Anas platyrhynchos* mâle X *Cairina moschata* femelle). *Étude ultrastructurale*. *Bull. Assoc. Anat. Nancy* 60, 613-622 (1976) zit. nach BREUCKER (1978)
- MARONI, E.S. & WILKINSON, P.C.: Selective chemotaxis of macrophages towards human and guinea-pig spermatozoa. *J. Reprod. Fertil.* 27, 149-152 (1971)
- MARQUEZ, B.J. & OGASAWARA, F.X.: Scanning electron microscope studies of turkey semen. *Poultry Sci.* 54, 1139-1142 (1975)
- MARSHALL, A.J.: Wether factors and spermatogenesis in birds. *Proc. Zool. Soc. (London)* 119, 711-716 (1949b)

- MAXIMOW, A.: Die histologischen Vorgänge bei der Heilung von Hodenverletzungen und die Regenerationsfähigkeit des Hodengewebes. Beitr. Path. Anat. 26, 230-319 (1899)
- MILLER, M.R.: The seasonal histological changes occurring in the ovary, corpus luteum, and testis of the viviparus lizard, *Xantusia vigilis*. Univ. Calif. Publ. Zool. 47, 197-216 (1948)
- MONTORZI, N.M. & BURGOS, M.H.: Uptake of colloidal particles by cells of the ductuli efferentes of the hamster. Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. 83, 58 (1967)
- MURAKAMI, M., SHIMADA, T. & SUEFUJI, K.: Scanning electron microscopic observation of spermiphage cells within the lumen of the epididymal duct of the vasectomized Japanese Monkey (*Macacus fuscatus*). Experientia 33, 1101-1102 (1977)
- MURAKAMI, M., SUGITA, A., SHIMADA, T. & YOSHIMURA, T.: Scanning electron microscope observation of the seminal vesicle in the Japanese monkey with special reference to intraluminal spermatophagy by macrophages. Archivum Histologicum Japonicum 41, 275-283 (1978)
- NICANDER, L.: Studies on the regional histology and cytochemistry of the ductus epididymis in stallions, rams, and bulls. Acta. morph. neerl. scand. 1, 337-362 (1958)
- NICANDER, L.: Resorption phenomena in the epididymis. Int. J. Fertil. 8, 866 (1963)
- NICANDER, L.: An electron microscopical study of absorbing cells in the posterius caput epididymidis of rabbits. Z. Zellforsch. 66, 829-874 (1965)
- NICHOLS, B.A. & BAINTON, D.F.: Ultrastructure and cytochemistry of mononuclear phagocytes. In: FURTH, R. van, (ed), Mononuclear phagocytes in immunity, infection, and pathology. Blackwell, Oxford London Edinburgh Melbourne, S. 17-55 (1975)
- NICHOLS, B.A., BAINTON, D.F. & FARQUAR, M.G.: Differentiation of monocytes. J. Cell. Biol. 50, 498- 515 (1971)
- PAUFLER, S.K. & FOOTE, R.H.: Sperm retention and absorption in sexually active rabbits with epididymal ligatures. Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 131, 1179-1183 (1969)
- PHADKE, A.M. & PHADKE, G.M.: Occurrence of macrophage cells in semen and in epididymis in case of male infertility. J. Reprod. Fertil. 2, 400- 403 (1961)

- PHADKE, A.M.: A new staining technique for identification and studying the macrophage cells in semen. *Fertil. Steril.* 14, 468 (1963)
- PHADKE, A.M.: Fate of spermatozoa in case of obstructive azoospermia and after ligation of vas deferens in man. *J. Reprod. Fertil.* 7, 1-12 (1964)
- PHADKE, A.M.: Spermiphage cells in man. *Fertil. Steril.* 26, 760-774 (1976)
- ROLSHOVEN, E.: Über Resorptionsleistungen des Sertoli-Syncytiums in den Hoden-Kanälchen. *Anat. Anzeiger* 96, 220-226 (1947)
- ROOS, B.: Makrophagen: Herkunft, Entwicklung und Funktion. In: *Handbuch der allg. Pathologie Bd. VII/3* (STUDER, A. & COTTIER, H. ed) 1-128, Springer Berlin Heidelberg New York (1970)
- ROOSEN-RUNGE, E.: Untersuchungen über die Degeneration samenbildender Zellen in der normalen Spermatogenese der Ratte. *Z. Zellforsch.* 41, 221-235 (1955)
- ROOSEN-RUNGE, E.C.: Germinal cell loss in normal metazoan spermatogenesis. *J. Reprod. Fertil.* 35, 339-348 (1973)
- ROUSSEL, J.D., STALLCUP, O.T. & AUSTIN, C.R.: Selective phagocytosis of spermatozoa in the epididymis of bulls, rabbits, and monkeys. *Fertil. Steril.* 18, 509-516 (1967)
- SAUER, T.A.: Genese und Struktur des Nebenhodens einschließlich Rete testis beim Haushahn (*Gallus domesticus*) *Diss. vet. med. FU Berlin* (1974)
- SCHMIDT, W.: Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchung über die intrazelluläre Verarbeitung von Vitalfarbstoffen. *Z. Zellforsch.* 58, 573-637 (1962)
- SCHÖNEBERG, K.: Die Samenbildung bei den Enten. *Arch. Mikr. Anat.* 83, 324-369 (1913)
- SCHULZ, L.-C.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur endometrialen zytoplasmatischen Potenz beim Rind. *Zbl. Vet. Med.*, 7, 429-476 (1960)
- SCHULZE, C.: On the morphology of the human sertoli cell. *Cell. Tiss. Res.* 153, 339-355 (1974)
- SINOWATZ, F., WROBEL, K.-H., SINOWATZ, S. & KUGLER, P.: Ultrastructural evidence for phagocytosis of spermatozoa in the bovine rete testis and the testicular straight tubules. *J. Reprod. Fertil.* 57, 1 - 4 (1979)

- STARK, D.: Embryologie, 3. Aufl. Georg Thieme Verlag Stgt. (1975)
- STIEVE, H.: Samenzellverklumpung (Spermagglutination), nicht Spermiophagie. Z. mikr. anat. Forsch. 2, 598-629 (1925)
- STIEVE, H.: Harn- und Geschlechtsapparat. In: Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. VII/2 (von MÜLLENDORFF, W., ed.), Springer Verlag Berlin (1930) zit. nach HOLSTEIN (1969)
- TETZLAFF, G., BUDRAS, K.-D. & GOSSRAU, R.: Makrophagen in den samenableitenden Gängen des Vogels. Zbl. Vet. Med., c., 11, 369 (1982)
- TINGARI, M.D. & LAKE, P.E.: Uptake of spermatozoa by the ductuli efferentes after ligation of the ductus deferens of the domestic fowl. J. Anat. 109, 353-354 (1971)
- TINGARI, M.D. & LAKE, P.E.: Ultrastructural evidence for resorption of Spermatozoa and testicular fluid in the excurrent ducts of the testis of the domestic fowl, Gallus domesticus. J. Reprod. Fertil. 31, 373-381 (1972)
- TINGARI, M.D.: Observations on the fine structure of spermatozoa in the testis and excurrent ducts of the male fowl, Gallus domesticus. J. Reprod. Fertil. 34, 255-265 (1973)
- TJIOE, D.Y. & STEINBERGER, E.: Spermiophages in human testis. Fertil. Steril. 18, 807-811 (1967)
- VENABLE, J.H. & COGGESHALL, R.: A simplified lead citrate stain for use in elektron microscopy. J. Cell. Biol. 25, 407-408 (1965)
- WEGELIN, C.: Spermatophagie im menschlichen Nebenhoden. Beitr. Path. Anat. 69, 281-294 (1921)
- WROBEL, K.-H., SINOWATZ, F. & KUGLER, P.: Zur funktionellen Morphologie des Rete testis, der Tubuli recti und der Terminalsegmente der Tubuli seminiferi des geschlechtsreifen Rindes. Zbl. Vet. Med., C., Anat. Histol. Embryol. 7, 320-335 (1978)

Danksagungen

Meinem Lehrer und Doktorvater, Herrn Professor Dr. Klaus-Dieter Budras, danke ich sehr herzlich dafür, daß er mir das Thema der vorliegenden Arbeit überließ und deren Durchführung durch Ideen und Mittel förderte, indem er für meine Fragen stets zugänglich, mir wertvoller Berater war. Ich danke ihm auch dafür, daß er selbständige Entwicklungen zuließ, unterstützte und bestärkte, für das gewährte Vertrauen bin ich ihm sehr verbunden. Die von ihm erhaltenen Anregungen, auch in der Zusammenarbeit, gehen über diese Arbeit weit hinaus.

Frau Monika Gemeinhardt und Frau Gisela Kuhlmann schulde ich Dank für ihre umfassende Assistenz und die wertvolle Hilfe bei der Durchführung der experimentellen Eingriffe, des elektronenmikroskopischen Präparationsganges und für gewissenhafte Ausführung der zahlreichen Fotoarbeiten.

Herrn Prof. Dr. Dirk Berens von Rautenfeld danke ich für die erste Anleitung auf dem Gebiet der experimentellen Anatomie an Vögeln, dieser Dank schließt Frau Heide Manthey mit ein, die mir zu Anfang der Arbeit etliches Material anschnitt und weitere Hilfe freundlich gewährte.

Herrn Dieter Schmidt gebührt mein Dank für seine Tierpflege meiner Pekingerpel, die auch an Feiertagen keine Pause kannte und damit Tierverluste vermeiden half.

Frau Helga Schubert war mir bei der Übersetzung der Summary und den Korrekturen eine große Hilfe, ebenso danke ich Herrn Wolfgang Fricke für seine Anregungen, Ratschläge und Kritiken zu meinen Tuschezeichnungen, für die ich ihm verbunden bin.

Zum Schluß möchte ich allen meinen Freunden danken, die indirekt zu dieser Arbeit beigetragen haben.

Lebenslauf

28.5.1952 geboren in Berlin-Blankenburg (Pankow),
als Sohn des Arztes Dr. med. Günther
Tetzlaff und seiner Ehefrau Annedore,
geb. Frank. Staatsangehörigkeit Deutsch

April 1959 eingeschult in Helmstedt, danach Besuch
von Volksschulen in Oberbreidenbach/Sau-
erland, Hoya/Weser und Wuppertal-Hahner-
berg.

- April 1963 Besuch der städt. Progymnasiums in Wup-
pertal-Chronenberg, danach ein Jahr
Krankenhausaufenthalte

April 1963 Besuch der Klassen 7 - 10 (einschl.)
- August 1969 des Staatl. Gymnasiums Wyk/Föhr

August 1969 Besuch der Klassen 11 - 13 bis zum Abi-
- Juni 1972 tur der Hermann Lietz-Schule auf Spie-
keroog

6.6.1972 Abitur

Oktober 1972 Krankenpflegedienst an zwei Krankenhäu-
- September 1973 sern in Düsseldorf und Wuppertal

Oktober 1973 Studium der Tiermedizin an der Freien
- Dezember 1978 Universität Berlin

26. 8.1975 Bestehen der tierärztlichen Vorprüfung

20.12.1978 Bestehen der tierärztlichen Prüfung

12. 1.1979 Approbation als Tierarzt

Juni 1979 Institut für Elektronenmikroskopie

- 15. 1. 1980 WE 04/FB 08

15. 1. 1980 Doktorand bei Prof. Budras

- Oktober 1980

Oktober 1980 Teilzeitmitarbeiter im Anatomiekurs I.
- Februar 1981 befristet für das Wintersemester 80/81

April 1981 Anstellung als wiss. Mitarbeiter (20 h)
befristet bis zum

November 1985 im Institut für Veterinär- Anatomie,
-Histologie und -Embryologie der FUB

